Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln.

(Darwin'sche und geotropische Wurzelkrümmung.)

Von **Julius Wiesner,**
wirklichem Mitgliede der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.

Das bekannte Werk Charles Darwin's „Über das Bewegungsvermögen der Pflanzen“ [1] bezeichnet einen Wendepunkt in der Entwicklung der Lehre von den Bewegungserscheinungen der Pflanzenorgane, speciell der Wurzeln.

In Betreff der Wachsthumsbewegungen der Wurzeln liegt das Neue, das Darwin's Werk enthält, hauptsächlich in zwei Dingen: in einer wichtigen Thatsache, nämlich in der sogenannten Darwin'schen Krümmung und in einer Hypothese über das Zustandekommen des Geotropismus.

Mit diesen beiden Gegenständen werden sich die nachfolgenden Blätter beschäftigen.

Die Darwin'sche Wurzelkrümmung ist bis jetzt noch ganz ungenügend gekannt. Dieselbe genau zu beschreiben, bildet die erste Aufgabe der nachfolgenden Darstellung. Noch weniger als gekannt ist sie auf Grund thatsächlicher Wahrnehmung erklärt. Es ist mir nun gelungen, auf Grund einer Reihe neuer und wohlbegründeter Thatsachen über die Eigenschaften wachsender Wurzeln und über die Darwin'sche Krümmung selbst eine derzeit wohl zufriedenstellende Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung zu geben.

Der auf den Geotropismus der Wurzeln bezugnehmende Theil dieser Schrift beschäftigt sich mit der Frage über die

---

[1] The power of movement in plants, London 1880. Deutsche Übersetzung von Carus, Stuttgart 1881. Im Nachfolgenden citire ich die Übersetzung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stichhaltigkeit der Darwin'schen Reizhypothese. Ich bin derselben schon früher[1] entgegengetreten. Es entstand ein wahrer Kampf um die Aufrechthaltung der Darwin'schen diesbezüglichen Auffassung. Ein Theil der Physiologen hielt, trotz meiner Einwände, an Darwin's Ansicht fest, ja fasste dieselbe schon als eine thatsächlich begründete und über jeden Zweifel erhabene auf; ein anderer Theil neigte meiner Auffassung zu. Die Frage, ob die Wurzelspitze reizbar ist, wie Darwin will, und ob von letzterer aus die geotropischen und anderen Bewegungen ausgehen, oder ob die äusseren, die Wachsthumsbewegungen bedingenden Kräfte dort angreifen, wo wir die betreffenden Krümmungen sich einstellen sehen, wie ich zu begründen versuchte; diese Frage bewegt, wie bekannt, die Kreise der Pflanzenphysiologen derzeit so sehr, wie kaum eine andere. Eine wahre Fluth an Schriften, welche sich ausschliesslich, oder nebenher mit diesen und nächstverwandten Fragen beschäftigen, hat seit dem Erscheinen des Darwin'schen Werkes sich in der Fachliteratur ausgebreitet, aber immer stehen sich die Ansichten noch schroff gegenüber.

Seit dem Erscheinen meines Buches „Über das Bewegungsvermögen der Pflanzen", also seit etwa drei Jahren, habe ich nicht aufgehört, mich mit der genannten Frage zu beschäftigen, unterliess es aber bis jetzt auf die Einwürfe zu antworten, welche von Anhängern der Darwin'schen Reizhypothese mir gemacht wurden.[2] Ich verschob es so lange, in dieser wichtigen Frage wieder das Wort zu nehmen, bis es mir gelungen sein würde, durch ein zwingendes Beweismateriale eine Entscheidung zu ermöglichen. Dies ist nunmehr, wie ich meine, der Fall, und ich hoffe, dass man die so bestechende Darwin'sche Reizhypothese nunmehr endgiltig ablehnen wird.

Vorliegende Untersuchung stützt sich auf eine grosse Zahl von in den folgenden Blättern nur in knappster Auswahl mitgetheilten Versuchen, welche selbst durchzuführen ich gar nicht die physische Zeit gehabt hätte. Ich wurde bei diesen höchst mühevollen Untersuchungen auf das Werkthätigste von meinem

[1] Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien 1881, pag. 97, ffd.

[2] Bloss eine kleine, vorläufige Note über vorliegende Arbeit veröffentlichte ich kürzlich in den „Berichten der deutschen botan. Gesellschaft". (Bd. II, pag. 72 ffd.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Assistenten, Herrn Dr. Molisch, und dem Eleven des pflanzenphysiologischen Institutes, Herrn Rich. von Wettstein unterstützt. Beide Herren haben in der genannten Zeit mehrere Hundert, die grösste Geduld, Genauigkeit und Geschicklichkeit erfordernde Versuchsreihen durchgeführt. Auch Herr Cand. phil. Franz Rimmer hat bei dieser Untersuchung eifrig mitgewirkt und sich namentlich bei den Versuchen über den Einfluss der Turgescenz der Wurzeln auf deren Geotropismus erfolgreich betheiligt.

Erster Theil.

Die Darwin'sche Krümmung.

1. Begrenzung des Begriffes.

Darwin hat folgende wichtige Entdeckung gemacht. Wenn die Vegetationsspitze einer Wurzel einseitig angeschnitten oder anderweitig einseitig verletzt wird, so wendet sich die Wurzel nach einiger Zeit von der Seite ab, von welcher die Schädigung kömmt oder an welcher die beigebrachte Verletzung liegt. Die Wegwendung vollzieht sich stets in der wachsenden Region, also stets deutlich getrennt oder weit entfernt von jener Stelle, wo die Verletzung stattgefunden hat. Darwin hat auch die Behauptung aufgestellt, dass ganz leiser auf die Wurzel wirkender Druck die gleiche Wirkung ausüben soll und die Wurzeln auf diese Weise befähigt sein würden, Hindernissen auszuweichen, sofern sich ihnen solche, z. B. Steine und dgl. in den Weg stellen. Dies wurde indess von ihm nur indirect erschlossen. Ich habe zuerst, und zwar durch directe Versuche, die Irrthümlichkeit dieser Behauptung nachgewiesen.[1] Ein Gleiches geschah später durch Detlefsen,[2] Burgerstein,[3] Kirchner[4] und Andere. Es kann diese letztere Behauptung als vollständig entkräftigt angesehen werden, wie andererseits das Wegwenden

[1] Bewegungvermögen pag. 142, ffd.

[2] Über die von Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzeln, in Sachs' Arbeit. des bot. Inst. Bd. II. 629, ffd.

[3] Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze. Jahresb. des Leopoldstädter Gymnasiums in Wien 1882.

[4] Über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze. Programm der k. landw. Akademie Hohenheim, Stuttgart 1882, pag. 7.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Wurzeln von jener Seite weg, an welcher die Wurzelspitze eine Schädigung erfährt, als erwiesen betrachtet werden darf. Ich habe für diese merkwürdige Wachsthumserscheinung der Wurzel den Namen „Darwin'sche Krümmung" in Vorschlag gebracht, welcher heute allgemein angenommen ist.

Die Ursachen der Darwin'schen Krümmung können sehr mannigfaltige sein: Anschnitt der Wurzelspitze; Verletzung derselben durch stark wasserentziehende Mittel wie Alkohol, Schellacklösung; Ätzung mit Höllenstein etc. Von Molisch[1] ist gezeigt worden, dass der Hydrotropismus der Wurzeln als eine Form der Darwin'schen Krümmung angesehen werden müsse: die einseitige Herabsetzung des Wassergehaltes an der Wurzelspitze bewirkt ein Wenden der Wurzel nach der feuchten Seite hin. Zweifellos existiren noch andere in biologischer Beziehung wichtige Schädigungen der Wurzelspitze, welche Darwin'sche Krümmung hervorzurufen im Stande sind.[2]

2. Äussere Erscheinung der Darwin'schen Krümmung, Ort des Auftretens.

Die Darwin'sche Krümmung ist bis jetzt nur unvollständig beschrieben worden. Es wurde von Darwin bloss angegeben, dass sie sich in der wachsenden Region der Wurzel vollziehe.

Dies ist richtig; allein es wurde die Stelle nicht näher bezeichnet, an welcher innerhalb der wachsenden Region die Krümmung sich einstellt und vor Allem nicht die Frage beantwortet, ob, wie bei den meisten andern Wachsthumsbewegungen der Wurzeln, die Krümmung mit der Zone des stärksten Wachsthums zusammenfällt und ob überhaupt die Lage der Krümmungszone eine bestimmte sei.

Ich habe beim Studium dieser Frage folgende neue Thatsache constatirt. Bevor noch die bisher als Darwin'sche Krümmung bezeichnete Wachsthumsbewegung eintritt, stellt sich in einer höher gelegenen Region der wachsenden Strecke eine schwächere, in entgegengesetztem Sinne verlaufende Krümmung ein.

---

[1] Unters. über den Hydrotropismus. Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 88 (1883).

[2] So die jüngsthin von Müller-Hettlingen aufgefundenen „galvanotropischen" Wurzelkrümmungen. S. Pflüger's Arch. für die gesammte Physiologie Bd. XXXI., pag. 193 ffd.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es lässt sich dies auf folgende Weise am einfachsten nachweisen. Vollkommen gerade Keimlinge werden, nachdem die Wurzelspitze einseitig verletzt wurde, im absolut feuchten Raume so befestigt, dass die Wurzeln einem hinter letzteren aufgestellten Senkel parallel laufen. Die Lage der Wurzel wird fortwährend mit der Richtung des Senkels verglichen. Alsbald macht sich an der der Wundstelle gegenüber liegenden Seite, aber in einer beträchtlich höher gelegenen Region, eine Krümmung bemerklich. Erst später stellte sich in der tiefer liegenden Wurzelregion die in entgegengesetzter Richtung gehende bekannte Krümmung ein.

Die obere Krümmung ist stets schwächer als die untere, sie tritt meist beträchtlich früher ein als diese. Manchmal ist sie so schwach, dass sie sich der Beobachtung entzieht; auch scheint sie in einzelnen Fällen zeitlich mit jener zusammenzufallen.

Die Darwin'sche Krümmung ist also eine Doppelkrümmung: im unteren Theile der wachsenden Region liegt ihre Convexität an der Wundseite, in oberen Theile an der entgegengesetzten Seite.

Die obere Krümmung liegt oberhalb der Region des stärksten Wachsthums, die untere in der Regel unterhalb derselben. (Auf einige Ausnahmen wird später eingegangen werden.)

Nähere Angaben über die Versuchsanstellung, welche zu diesen Resultaten führte, so wie genauere zahlenmässige Belege folgen in den beiden nächsten Paragraphen.

3. Versuche über den Eintritt der Darwin'schen Krümmung bei Cultur der Keimlinge im feuchten Raume.

Über den Zeitpunkt, in welchem die Darwin'sche Krümmung sich einstellt, liegen bis jetzt noch keine genaueren Versuche vor. Darwin hat den Eintritt der Krümmung gewöhnlich nach neun Stunden wahrgenommen; manchmal nach sieben oder gar erst nach 24 Stunden.[1] Es scheint indess, dass es ihm nicht darauf ankam, den Zeitpunkt des Eintretens der Krümmung genau festzustellen, sondern dass er nach Ablauf grösserer Zeitintervalle seine Versuchsobjecte einfach controlirte.

[1] Vgl. l. c. pag. 114—119.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Auch ich habe bei meinen im „Bewegungsvermögen" mitgetheilten Studien eine genauere Ermittlung des Zeitpunktes, in welchem diese Erscheinung eintritt, nicht vorgenommen; das Gleiche gilt auch bezüglich der Beobachtungen aller anderer mit dieser Krümmungserscheinung bisher beschäftigt gewesenen Forscher.

Um dem Versuche die nöthige Schärfe zu geben, wurde nicht nur in oben angegebener Weise das Senkel benützt, die Beobachtung nach geschehener Verletzung sofort begonnen, sondern auch unter bestimmten und möglichst constanten äusseren Bedingungen operirt; selbstverständlich wurden auch nur kräftige Keimlinge mit möglichst geraden Wurzeln zum Versuche ausgewählt.

Die in diesem Paragraphen mitgetheilten Versuche verliefen durchwegs im absolut feuchten Raume, bei Ausschluss von Licht und bei möglichst constanter Temperatur. Die Keimlinge waren auf Kork, welcher an der Wand der benützten Glasgefässe festgesiegelt war, mittelst Nadeln befestigt. Vom Boden des während des Versuches umgekehrt aufgestellten und mit Wasser abgesperrten, theilweise mit nassem Filterpapier ausgekleideten Gefässes hing ein einfaches Senkel — ein durch ein Bleigewichtchen gespannter Seidenfaden — hinab, welches zur Verticalstellung der Wurzeln diente. Dass die Verticalstellung vor definitiver Aufstellung des Versuches vorgenommen werden musste, ist selbstverständlich. Das so hergerichtete Gefäss war mit einem undurchsichtigen Recipienten bedeckt, welcher von 5 zu 5 Minuten behufs Prüfung der Wurzelrichtung abgenommen wurde.

Versuch Nr. 1. ***Zea Mais.*** (Temperatur const. 18° C.)[1]

Eintritt der oberen Krümmung (Nebenkrümmung).	Eintritt der unteren Krümmung (Hauptkrümmung).
Wurzel Nr. 1 nach 40 Min.	nach 45 Min.
„ „ 2 „ 60 „	„ 90 „
„ „ 3 „ 95 „	„ 105 „
„ „ 4 „ 35 „	„ 90 „

[1] Wo nichts angemerkt ist, wurde die Darwin'sche Krümmung durch einseitigen Anschnitt der Wurzelspitze eingeleitet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 2. ***Zea Mais.*** (Temperatur const. 22·5° C.)

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 30 Min.	nach 60 Min.
„ „ 2 „ 30 „	„ 65 „
„ „ 3 „ 40 „	„ 80 „
„ „ 4 nicht wahrnehmbar	„ 95 „

Versuch Nr. 3. ***Pisum sativum.*** (Temperatur const. 17·5° C.)

Die Wurzeln wurden so angeschnitten, dass die Krümmung senkrecht zur Sachs'schen Krümmung erfolgen musste.

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 25 Min.	nach 65 Min.
„ „ 2 „ 30 „	„ 70 „
„ „ 3 „ 15 „	„ 60 „
„ „ 4 „ 25 „	„ 60 „

Pisum sativum. (Temp. 18·5° C.; sonst wie im früherenVers.)

Eintritt der oberen Krümmung	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 25 Min.	nach 125 Min.
„ „ 2 „ 60 „	„ 130 „
„ „ 3 nicht zu bemerken.	„ 135 „

Versuch Nr. 4. ***Zea Mais.*** (Temp. 17° C.)

Verletzung durch einen einseitig angebrachten Schellacktropfen.

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 30 Min.	nach 105 Min.
„ „ 2 „ 25 „	„ 135 „
„ „ 3 „ 35 „	„ 90 „

Aus diesen und zahlreichen andern ähnlichen Versuchen ergab sich, dass die Darwin'sche Krümmung sehr frühzeitig sich einstellt, die obere Krümmung häufig schon nach einer halben Stunde, die untere meist nach 1—2 Stunden. Es wurde ferner gefunden, dass die obere Krümmung frühzeitig wieder ausgeglichen wird, sehr häufig schon in der Zeit, in welcher die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

untere entsteht. Die untere Krümmung wird entweder zur bleibenden oder dauert viel länger als die obere an; bisher hat man auch nur die erstere wahrgenommen.

Auch beim Hydrotropismus stellt sich, wie schon Molisch[1] gefunden hat, vor der Hinneigung der Wurzel zur feuchten Fläche eine vorübergehende entgegengesetzte Krümmung ein, welche, wie wir später constatirten, ihren Grund in dem Convexwerden einer über der maximalen Wachsthumszone gelegenen auf der der Wundstelle entgegengesetzten Seite befindlichen Stelle hat, so dass, wie man jetzt sieht, auch im äusseren Bild eine hydrotropisch gekrümmte mit einer in Darwin'scher Krümmung begriffenen Wurzel übereinstimmt.

4. Versuche über den Eintritt der Darwin'schen Krümmung bei Cultur der Wurzeln im Wasser.

Ich habe die merkwürdige und für das Studium der Darwin'schen Krümmung sehr wichtige Auffindung gemacht, dass die Hauptkrümmung früher eintritt und sich viel energischer vollzieht, wenn die Wurzel nach erfolgter Verletzung sich unter Wasser befindet. Auch die obere (oder Nebenkrümmung) stellt sich unter diesen Verhältnissen gewöhnlich früher ein.

Die Versuchsanstellung war im Wesentlichen dieselben wie bei den vorstehend mitgetheilten Experimenten. Das Senkel tauchte unter Wasser. Es wurde Quellwasser (Hochquellenwasser) zum Versuche benützt.

Versuch Nr. 5. ***Zea Mais.*** (Temperatur 18° C.)

	Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1	nach 30 Min.	nach 45 Min.
„ „ 2	„ 30 „	„ 50 „
„ „ 3	„ 35 „	„ 50 „

(Vgl. Vers. Nr. 1.)

[1] Untersuchungen über den Hydrotropismus l. c. pag. 24.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 6. ***Zea Mais.*** (Temperatur 22·5° C.)

	Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1	nach 25 Min.	nach 30 Min.
„ „ 2	„ 25 „	„ 35 „
„ „ 3	„ 30 „	„ 45 „

(Vgl. Vers. Nr. 2.)

Versuch Nr. 7. ***Pisum sativum.*** (Temperatur 17·5 C.)

	Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1	nach 20 Min.	nach 50 Min.
„ „ 2	„ 20 „	„ 45 „
„ „ 3	„ 25 „	„ 55 „

(Vgl. Vers. Nr. 3.)

Aus diesen und zahlreichen anderen Versuchen ergibt sich die Richtigkeit des im Eingange dieses Paragraphen mitgetheilten Satzes. Wie bei den im feuchten Raume durchgeführten Experimenten, so stellte sich auch hier heraus, dass die obere Krümmung frühzeitig erlischt, die untere fortschreitet und zur bleibenden oder doch lange andauernden wird.

Es sei nur noch bemerkt, dass, wenn die Darwin'sche Krümmung durch Schellack oder durch Ätzung mittelst Höllenstein eingeleitet wird, auch bei Cultur der Wurzeln unter Wasser im Wesentlichen kein anderes Resultat erzielt wird, als nach einseitigem Anschnitt der Wurzelspitze.

5. Versuchsreihen, die zeigen sollen, in welchen Zonen der wachsenden Region die beiden genannten Krümmungen sich vollziehen.

Die zum Versuche benützten Keimlinge wurden wie in den vorhergehenden Experimenten aufgestellt, nachdem aber früher das Wurzelende in einer Strecke von einem Centimeter in Abständen von je einem Millimeter durch feine Tuschstriche markirt wurde.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 8. ***Zea Mais.*** (Temp. 17·5° C., feuchter Raum.)

Die obere Krümmung stellte sich ein

bei Wurzel Nr. 1 in der 8—10 Zone[1] (4)[2]
„ „ „ 2 „ „ 7— 8 „ (4—5)
„ „ „ 3 „ „ 8— 9 „ (4)
„ „ „ 4 „ „ 7— 8 „ (3—4).

Die untere Krümmung stellte sich ein

bei Wurzel Nr. 1 in der 3. Zone (4)
„ „ „ 2 „ „ 3—4. „ (4—5)
„ „ „ 3 „ „ 3—4. „ (4)
„ „ „ 4 „ „ 2—3. „ (3—4).

Versuch Nr. 9. ***Zea Mais.*** (Temperatur 21—22·5° C.)
Die Darwin'sche Krümmung wurde durch einseitige Ätzung der Wurzelspitze mittelst Höllenstein eingeleitet.

Die untere Krümmung stellte sich ein

bei Wurzel Nr. 1 in der 4—5. Zone (6)
„ „ „ 2 „ „ 4—5. „ (5—6)
„ „ „ 3 „ „ 3—4. „ (5—6)
„ „ „ 4 „ „ 4—5. „ (5).

Diese Beobachtungen lehren, dass die obere Krümmung sich ober, die untere aber unter der Zone des stärksten Zuwachses einstellt. Je stärker die Wurzel wächst desto deutlicher tritt dieses Resultat dem Beobachter entgegen; mit besonderer Schärfe bei Cultur der Wurzeln in Wasser. Bei langsamem Wachsthum, z. B. bei niederer Temperatur, scheint oft die untere Krümmung mit der Zone des stärksten Wachsthums zusammenzufallen, doch lässt sich gerade unter diesem Verhältnisse die Frage nach der Lage der Krümmungszonen am wenigsten sicher entscheiden.

---

[1] Die Zonen wurden in der Richtung von der Wurzelspitze nach oben numerirt.

[2] Die in der Klammer stehende Ziffer gibt die Zone des stärksten Zuwachses an.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nach allen jenen von mir ausgeführten Versuchen zu urtheilen, welche in Folge raschen und starken Wachsthums bei gleichzeitig starker Darwin'scher Krümmung eine genaue Bestimmung der Lage der Krümmung ermöglichten, wäre anzunehmen, dass diese Krümmung stets unterhalb der maximalen Wachsthumszone zu liegen komme. Bei trägem Wachsthume und spätem Eintritt der Darwin'schen Krümmung wird die Ermittlung der Lage der letzteren unsicher und in diesen Fällen (z. B. beim Hydrotropismus) könnte die Krümmung mit der Zone des stärksten Wachsthums zusammenfallen.

Da die geotropische Krümmung stets einfach ist und immer in die Zonen des stärksten Wachsthums fällt, so ergibt sich, dass diese Nutationsform von der Darwin'schen Krümmung sich wesentlich unterscheidet.

Der Nachweis dieser Unterschiede scheint mir nicht ohne Wichtigkeit zu sein, da sowohl von Darwin als auch einigen anderen Forschern eine Analogie zwischen der Darwin'schen Krümmung, dem Geotropismus und ähnlichen Bewegungsformen angenommen wird. Sieht doch Darwin die durch Verletzung hervorgerufene Wurzelkrümmung gleich der geotropischen als blosse Modificationen der von ihm aufgestellten Urbewegung der Pflanzentheile (Circumnutation) an. Es sei hier angeführt, dass nach meinen Untersuchungen[1] auch die positiv heliotropische Krümmung nicht immer in die Zone des stärksten Wachsthums fällt. Ich habe nämlich gerade für heliotropisch sehr empfindliche Pflanzentheile den Nachweis geliefert, dass dieselben unter sehr günstigen Bedingungen eine kleine Verschiebung der Krümmungszone, gegen jene des stärksten Wachsthums, erkennen lassen.

6. Einfluss der Temperatur auf die Darwin'sche Krümmung.

Darwin stellte auf Grund einiger keineswegs beweiskräftiger Versuche[2] den Satz auf, dass jene Temperatur, welche am meisten das Wachsthum der Wurzel begünstigt, beträchtlich verschieden

---

[1] Die heliotropischen Erscheinungen. II. Theil. Denkschr. der kais. Akad. d. Wiss. Bd. 43. Sep. Ab. pag. 7 (1880).

[2] l. c. pag. 136.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ist von jener, bei welcher die Darwin'sche Krümmung sich am energischesten vollzieht; und zwar soll die „günstigste Temperatur für die Empfindlichkeit der Wurzel" tiefer als das Temperaturoptimum für das Längenwachsthum liegen. So wird beispielsweise die günstigste Temperatur für die Empfindlichkeit der Erbsenwurzel mit $15^1/_2°$ C. beziffert, während das Temperaturoptimum für das Längenwachsthum der Wurzel dieser Pflanze 26·6 beträgt.

Gegen diese Behauptung hat sich bereits A. Burgerstein[1] gewendet; er hat durch zahlreiche Beobachtungen ein noch sehr deutliches Eintreten der Darwin'sche Krümmung bei Temperaturen nachgewiesen, bei welchen nach Darwin nur eine schwache oder gar keine Krümmung sich hätte einstellen sollen. Er prüfte die Wurzeln seiner Versuchspflanzen (Keimlinge von Erbse, Mais und *Vicia Faba*) auf das Zustandekommen der Darwin'schen Krümmung (hervorgerufen durch Schellacktröpfchen oder weingeistige Siegellacklösung) bei Temperaturen zwischen 11 und 37° C., wobei nach längeren Zeiträumen (meist nach 9 und 24 Stunden) nachgesehen wurde, ob die verletzten Wurzeln die genannte Krümmung annehmen oder nicht.

Die Wurzeln aller Versuchspflanzen liessen innerhalb der angegebenen Temperaturgrenzen die Darwin'sche Krümmung erkennen und, wie es scheint, ist dieselbe gerade in der Nähe des Temperaturoptimums meist sehr stark in Erscheinung getreten.

Es schien mir behufs genauerer Feststellung des Einflusses der Temperatur auf das Zustandekommen der Darwin'schen Krümmung zweckmässig, sowohl in feuchter Luft als in Wasser cultivirte Wurzeln in der genannten Beziehung zu prüfen.

Es zeigte sich, dass bei jeder Temperatur, bei welcher Wachsthum überhaupt stattfindet, auch Darwin'sche Krümmung sich einstellt. Unterhalb des unteren Nullpunktes der Temperatur für das Wachsthum der Wurzeln tritt ebenso wenig als oberhalb des oberen Nullpunktes die Doppelkrümmung ein. Wohl aber habe ich gefunden, dass sich unterhalb des unteren Nullpunktes die obere Krümmung, wenn auch meist

[1] l. c. pag. 16.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nur schwach einstellt, woraus allein schon hervorgehen dürfte, dass diese obere Krümmung eine vom Wachsthum unabhängige, bloss auf Turgor zurückzuführende Erscheinung ist. Ich komme auf das Zustandekommen dieser Krümmung noch später zurück.

Aus unseren auf die Frage des Temperatureinflusses bei Zustandekommen der Darwin'schen Krümmung bezugnehmenden Aufzeichnungen hebe ich die nachfolgenden, durchaus mit *Zea Mais* ausgeführten Versuchsreihen heraus.

Versuch Nr. 10. (Temperatur 1—2° C. Cultur im feuchten Raume.)

	Eintritt der oberen Krümmung.	
Wurzel Nr. 1	nach 70 Min.	deutlich.
„ „ 2	„ 75 „	
„ „ 3	„ 80 „	
„ „ 4	unterblieb.	
„ „ 5	nach 70 Min.	deutlich.
„ „ 6	„ 75 „	
„ „ 7	„ 70 „	
„ „ 8	„ 90 „	schwach.
„ „ 9	„ 85 „	
„ „ 10	„ 70 „	deutlich.

Die untere oder Hauptkrümmung unterblieb in allen Fällen.

Versuch Nr. 11. (Temperatur 8° C. Cultur im feuchten Raume.)

	Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1	nach 135 Min.	nach 425 Min.
„ „ 2	„ 180 „	„ 430 „
„ „ 3	nicht wahrnehmbar.	„ 460 „

Versuch Nr. 12. (Temp. 8° C. Cultur in Wasser.)

	Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1	nach 75 Min.	nach 375 Min.
„ „ 2	nicht wahrnehmbar.	„ 420 „
„ „ 3	nach 105 Min.	„ 385 „

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 13. (Temp. 17·5° C.; Cultur im feuchten Raume.)

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 45 Min.	nach 85 Min.
„ „ 2 „ 60 „	„ 105 „
„ „ 3 „ 40 „	„ 70 „

Versuch Nr. 14. (Temp. 17·5° C. Cultur in Wasser.)

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 30 Min.....	nach 50 Min.
„ „ 2 „ 35 „	„ 50 „
„ „ 3 „ 35 „	„ 55 „

Versuch Nr. 15. (Temp. 25° C. Cultur im feuchten Raume.)

Eintrittt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 20 Min.....	nach 35 Min.
„ „ 2 „ 20 „	„ 40 „
„ „ 3 „ 20 „	„ 35 „

Versuch Nr. 16. (Temp. 25° C. Cultur in Wasser.)

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 15 Min.....	nach 30 Min.
„ „ 2 „ 15 „	„ 25 „
„ „ 3 „ 20 „	„ 30 „

Versuch Nr. 17. (Temp. 33° C = Optimum der Wachsthumstemperatur. Cultur im feuchten Raume.)

Eintritt der oberen Krümmung.	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 9 Min.....	nach 55 Min.
„ „ 2 „ 10 „	„ 55 „
„ „ 3 „ 12 „	„ 58 „
„ „ 4 „ 13 „ schwach..	„ 62 „

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 18. (Temperatur 33° C. = Opt.; Cultur in Wasser.)

Eintritt der oberen Krümmung	Eintritt der unteren Krümmung.
Wurzel Nr. 1 nach 13 Min.....	nach 70 Min.
„ „ 2 „ 10 „	„ 65 „
„ „ 3 nicht nachweisbar	„ 75 „

Bei 45° und 47° C. trat noch die obere Krümmung ein, sowohl bei Cultur im feuchten Raume als auch unter Wasser. Die untere Krümmung ist bei 46° C. (oberer Nullpunkt für das Wachsthum der Maiswurzeln) häufig nicht mehr deutlich zu beobachten, freilich auch häufig das Wachsthum nicht mehr wahrzunehmen. Bei 47° C. unterbleibt aber sowohl Wachsthum als Darwin'sche Krümmung.

Aus den Versuchen 9—17 und zahlreichen anderen ergibt sich, dass der Eintritt der Darwin'schen Krümmung nicht genau in demselben Abhängigkeitsverhältnisse zur Temperatur steht wie die Wachthumsgeschwindigkeit; indem allerdings die Krümmungsgeschwindigkeit bis zu einer bestimmten Grenze mit Zunahme der Temperatur ebenso steigt, wie die Wachsthumsgeschwindigkeit, die Temperaturoptima für beide Erscheinungen aber nicht zusammenfallen.

7. Wachsthum intacter und decapitirter Wurzeln. Cultur in feuchten Medien.

Behufs Erklärung der Darwin'schen Krümmung scheint es vor allem wichtig, die Frage zu lösen, wie ihrer Spitze beraubte Wurzeln im Vergleiche zu unverletzt gebliebenen wachsen.

Sollte sich herausstellen, dass decapitirte Wurzeln stärker als intacte wachsen, so wäre schon ein beträchtlicher Schritt nach vorwärts in der Lösung dieser Frage gethan und es müsste weiter untersucht werden, welche Zustände in durch Amputation verletzten Wurzeln eine Beförderung des Längenwachsthums bewirken.

Allein, selbst wenn sich herausstellen sollte, dass ihrer Spitze beraubte Wurzeln weniger wachsen als unverletzt gebliebene — und für im feuchten Raume wachsende Wurzeln ist dies,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie wir später sehen werden, auf das Bestimmteste nachgewiesen — so könnte noch immer die Darwin'sche Krümmung[1] auf vermehrtes Wachsthum zurückgeführt werden. Es ist ja oben (S. 231—233) gezeigt worden, dass das, was man bis jetzt als Darwin'sche Krümmung bezeichnete (nämlich die untere Krümmung), in dem unteren, d. h. der Spitze nahe liegenden wachsenden Theile der Wurzel sich vollzieht; wenn sich also nur bezüglich dieses Theiles ein vermehrtes Wachsthum der Wurzel nach erfolgter Decapitation herausstellen sollte, so wäre damit eine wichtige Handhabe zur Erklärung der in Rede stehenden Erscheinung gewonnen.

Die erste Frage, welche also zu beantworten sein wird, ist die: wie verhält sich das Längenwachsthum decapitirter Wurzeln zu jenem intacter? Sodann: wie wächst jene Region der decapitirten Wurzeln (im Vergleiche zur entsprechenden intact gebliebener) in welcher wir bei einseitiger Verletzung der Spitze die Darwin'sche Krümmung sich vollziehen sehen?

Da die Darwin'sche Krümmung, wie wir oben gesehen haben (S. 230 und 231) besonders rasch und energisch sich bei Cultur der Wurzeln im Wasser einstellt, so lässt sich erwarten, dass diese beiden Fragen sich am schärfsten an in Wasser cultivirten Wurzeln werden lösen lassen.

Die Frage, wie decapitirte Wurzeln im Vergleiche zu intacten wachsen, ist von Darwin aufgeworfen, aber nicht gelöst, ja nicht einmal durch besondere Versuche geprüft worden. Indem er die Ansicht über die Function der Wurzelspitze aufstellte, berief er sich auf einen Versuch von Sachs, dem zufolge decapitirte Wurzeln nicht weniger als intacte wachsen sollen; Darwin schien es, als würden decapitirte Wurzeln nicht schwächer wachsen als intact gebliebene und so schloss er, dass decapitirte (amputirte) Wurzeln sich normal verhalten und nur

---

[1] Wenn in der Folge kurzweg von „Darwin'scher Krümmung" die Rede ist, so soll damit die untere oder Hauptkrümmung verstanden sein. Wo es nothwendig, wird die oben dargelegte Doppelkrümmung besonders hervorgehoben werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

desshalb nicht geotropisch werden, weil sie ihrer Spitze beraubt wurden; diese aber nehme den geotropischen Reiz auf und leite ihn bis zur wachsenden Region weiter.

Strenge genommen durfte sich Darwin auf die Beobachtungen von Sachs[1] nicht berufen, denn letzterer experimentirte bloss mit einigen wenigen — wie die Darstellung annehmen lässt, bloss mit zwei — Keimlingen. In Versuchen, welche sich auf den Vergleich verschiedener Individuen stützen, wie solche zur Entscheidung unserer Frage nothwendig sind, kann man aber nur durch zahlreiche, mit vielen Individuen vorgenommenen Versuchsreihen zu einem brauchbaren Resultate kommen.

Merkwürdigerweise hat Darwin die Wichtigkeit der Frage über das Verhalten decapitirter Wurzeln, zunächst bezüglich ihrer Wachsthumsfähigkeit, übersehen und beruhigte sich mit dem Hinweis auf das genannte von Sachs gelegentlich angestellte Experiment.

Ich habe im „Bewegungsvermögen“[2] zuerst den Versuch gemacht, die Frage über das Längenwachsthum von ihrer Spitze beraubten Wurzeln durch messende Experimente zu lösen. Eine grosse Zahl von Versuchen, welche ich mit Dr. Molisch gemeinschaftlich ausführte, lehrten, dass bei Cultur der Wurzeln im feuchten Raume die decapitirten weniger stark als die intacten wachsen.

Diese Angabe ist nicht ohne Widerspruch geblieben. Kirchner[3] erhielt bei seinen mit Erbsen- und Pferdebohnenkeimlingen ausgeführten Versuchen bezüglich des Verhältnisses zwischen dem Wachsthum intacter und decapitirter Wurzeln kein klares Ergebniss.

In einigen seiner Versuchsreihen wuchsen die decapitirten Wurzeln stärker als die intacten, in den übrigen stellte sich ein umgekehrtes Verhalten ein und er ist geneigt daraus den Schluss zu ziehen, dass die Decapitation auf das Längenwachsthum überhaupt keinen Einfluss auszuüben vermöge. Seine Keimlinge

---

[1] Arbeiten des bot. Instit. zu Würzbg. Bd. I, pag. 433.

[2] pag. 100 ffd.

[3] l. c. pag. 16 ffd.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wurzelten entweder in feuchtem oder nassem[1] Sägemehl, oder befanden sich im absolut feuchten Raume. In beiden Fällen wurde den Wurzeln eine horizontale Lage gegeben.

Spätere, von Krabbe[2] vorgenommene Prüfungen über das Längenwachsthum decapitirter und intacter Wurzeln sollen ergeben haben, dass die ersteren allerdings eine Retardation im Längenwachsthum gegenüber den letzteren zeigen, die aber nicht so weit gehe, wie die von mir angegebene. Krabbe's Angaben entziehen sich aber jeder kritischen Beurtheilung, da er dieselben nicht durch eine einzige Versuchsreihe unterstützt hat.

Das unklare Resultat, zu welchem Kirchner gelangte, hat, wie wir gleich sehen werden, seine Ursache zum Theile in der ungenügenden Anzahl der zum Versuche verwendeten Keimlinge, zum Theile in der Art des Experimentes.

Obgleich die schon früher genannten, von mir gemeinschaftlich mit Dr. Molisch ausgeführten Experimente mit sehr zahlreichen Keimlingen vorgenommen wurden, mithin zu einem vertrauenswürdigeren Resultate führten, so hat Dr. Molisch,[3] nachdem Kirchner's widersprechende Ansicht bekannt wurde, sich die Mühe nicht verdriessen lassen, die Versuche im umfassendsten Maasse wieder aufzunehmen und bei der Cultur der Keimlinge die grösste Aufmerksamkeit auf Constanz der Bedingungen zu wenden.

Die Versuche wurden mit circa 400 Keimlingen ausgeführt, die Cultur entweder im absolut feuchten Raume und dann unter jenen Vorsichten vorgenommen, welche erforderlich sind, um einerseits vollständige Sättigung des Culturraumes zu erhalten, andererseits die Condensation von Wasser hintanzuhalten, oder in feuchten Sägespähnen, und in diesem Falle darauf gesehen, dass keine Übersättigung des Substrats mit Wasser sich einstelle. Das Ergebniss dieser höchst sorgfältigen Prüfung stimmte im Wesentlichen mit dem von uns schon früher erhaltenen überein: in den feuchten Medien zeigten die decapitirten Wurzeln im Vergleiche zu den intact gebliebenen ein verringertes Wachsthum. Zum

[1] l. c. pag. 16 und pag. 26.

[2] Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze. Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. I, pag. 226.

[3] Ber. der Deutsch. Bot. Gesell. Bd. I, pag. 364.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuche dienten Mais, Bohne und Erbse. Die Wurzelspitze wurde in einer Strecke von 1 Mm. abgetragen. Es stellte sich dabei heraus, dass die Retardation des Wachsthums bei höherer Temperatur (25—27° C.) beträchtlich auffälliger ist, als bei tief unter dem Optimum gelegenen Wärmegraden (15° C.).

Zahlreiche andere Culturversuche mit in feuchten Medien wurzelnden Keimlingen, angestellt bei den verschiedensten Temperaturen, haben im Wesentlichen kein anderes Resultat ergeben, und es muss mithin als feststehend betrachtet werden, dass die Wurzeln von in feuchten Medien wachsenden Keimlingen durch die Decapitation eine Verminderung des Wachsthums erfahren. Dabei wurde nur auf den Gesammtzuwachs der Wurzel Rücksicht genommen und noch nicht auf jene innerhalb der wachsenden Region gelegene Strecke, innerhalb welcher wir die Darwin'sche Krümmung sich vollziehen sehen.

Der Widerspruch, welcher zwischen Kirchner's und unseren Beobachtungen besteht, wird sich vollkommen erklären, wenn ich das Verhalten decapitirter unter Wasser cultivirter Wurzeln werde auseinandergesetzt haben; zum Theile wird dieser Widerspruch schon durch den Umstand erklärt, dass wir weit ausgedehntere Versuchsreihen anstellten als er, und dass wir bei Temperaturen operirten, welche ein viel deutlicheres Hervortreten des Wachsthumsunterschiedes der normalen und amputirten Wurzeln gestatteten, als die Wärmegrade, welche bei seiner Versuchsanstellung herrschten.

Ich muss noch auf einen, sowohl von Kirchner als Krabbe übersehenen, in unserer Streitfrage aber sehr wichtigen Punkt zu sprechen kommen, nämlich auf den verschiedenen Grad der Wachsthumsretardation decapitirter, unter völlig constanten Verhältnissen wachsender Wurzeln der gleichen Art von Keimlingen. Ich spreche hier nur von in feuchten Medien wachsenden Wurzeln; dieselben verhalten sich, wie ich vorgreifend bemerken möchte, ganz anders als constant unter Wasser cultivirte.

Krabbe hat, wie schon bemerkt, wohl auch eine Retardation des Längenwachsthums decapitirter Wurzeln (er operirte mit *Phaseolus multiflorus, Vicia Faba, Pisum sativum)* wahr-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

genommen, wundert sich aber, dass die von ihm beobachtete Verminderung des Wachsthums mit der von mir angegebenen nicht übereinstimmt.

Eine zahlenmässige Übereinstimmung der Resultate zweier Beobachter ist in unserer Frage kaum zu erwarten, da eine Reihe theils bekannter, theils bisher unbekannt gebliebener Momente den Grad der Retardation des Längenwachsthums in höchst auffälliger Weise zu beeinflussen vermag.

Die Zahl der Culturvarietäten der von mir und den anderen genannten Experimentatoren benützten Versuchspflanzen ist eine so ausserordentlich grosse, es prägt sich diese Variation auch so sehr in der Wachsthumsweise der Wurzeln aus, in deren Wachsthumsgeschwindigkeit und Reaction gegen Decapitation, dass, wenn zwei Beobachter auf völlig gleiche Weise mit zwei verschiedenen Spielarten einer Species z. B. mit zwei Maisvarietäten arbeiten, die erhaltenen absoluten Werthe für Zuwachs und Retardation der Wurzeln in vielen Fällen sehr weit von einander abweichen werden.

Dass die Individualität der Keimlinge bei den in Rede stehenden Versuchen auf die absoluten Zahlenwerthe einen grossen Einfluss ausübt, habe ich schon erwähnt und ich bemerke nur noch, dass selbst dort, wo aus ein und derselben Aussaat anscheinend vollkommen gleiche Keimlinge ausgewählt wurden, die Zahlen, welche Zuwachs und Retardation beziffern, oft sehr weit auseinandergehen, wie aus folgenden Daten zu ersehen ist.

Von 20 völlig gleich aussehenden, mit gleich langen Wurzeln versehenen Maiskeimlingen einer und derselben Aussaat wuchsen innerhalb 24 Stunden bei 25° C. in feuchtem Sägemehl:

Die intact gebliebenen Wurzeln um 18·5 bis 54 Mm.

Die in einer Strecke von 1 Mm. decapitirten um 12·5 bis 33·5 Mm.[1]

Man sieht also, dass man, um den Einfluss der Individualität zu eliminiren, nur aus ausgedehnten Versuchsreihen brauchbare Resultate ableiten kann und ein Blick auf die mitgetheilten Zahlen

---

[1] Molisch, l. c. p. 364. Die obigen Zahlen sind Zuwächse, welche aus den l. c. angegebenen Längen der wachsenden Wurzeln abgeleitet wurden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lehrt, wie leicht es möglich ist, bei Anwendung einer beschränkten Zahl von Keimlingen ein Resultat zu erhalten, welches dem von uns ermittelten geradezu entgegengesetzt sei.

Aber selbst abgesehen von der Variation und der Individualität erhält man bei völlig gleich bleibenden äusseren Bedingungen bezüglich der Zuwächse und des Grades der Retardation verschiedene Werthe je nach der Entwicklungsstufe, auf welcher sich die Wurzeln befinden, wie der folgende Paragraph lehren wird.

8. Fortsetzung. Einfluss des Entwicklungszustandes auf den Zuwachs intacter und decapitirter Wurzeln.

Eine grosse Zahl von mit Mais, Erbse und Bohne ausgeführten Versuchsreihen hat ergeben, dass unter sonst gleichen Verhältnissen die Entwicklungsstufe, auf welcher sich die Wurzeln befinden, auf die Grösse der Retardation des Wachsthums der decapitirten[1] Wurzeln einen beträchtlichen Einfluss ausübt: Junge Keimwurzeln zeigen nur eine geringe Retardation, stärker herangewachsene eine beträchtlich stärkere; Wurzeln hingegen, deren Wachsthum sich dem Ende naht, lassen wieder eine Verminderung der Retardation erkennen.

So haben Versuche mit Wurzeln von Mais der gleichen Aussaat folgende Resultate ergeben (bei 19 bis 20·5° C. im dunstgesättigten Raume). Die Mittel sind aus 24 Beobachtungen gezogen. Dauer jedes Versuches sechs Stunden.

a) Wurzeln von 9 bis 10 Mm. Länge wachsen im Mittel:
Decapitirt um 6·1 Mm.; intact um 6·6 Mm.

b) Wurzeln von 28 bis 30 Mm. im Mittel:
Decapitirt um 5·0; intact um 8·4 Mm.

c) Wurzeln von 190 bis 200 Mm. Länge wachsen im Mittel:
Decapitirt um 3·2; intact 3·5 Mm.

---

[1] Wenn im Nachfolgenden von decapitirten Wurzeln die Rede ist und die Grösse des abgeschnittenen Wurzelendes nicht näher beziffert ist, so ist immer eine Decapitation in der Strecke eines Millimeters zu verstehen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

9. Fortsetzung. Wachsthum intacter und decapitirter Wurzeln bei Cultur unter Wasser.

Die Begünstigung der Darwin'schen Krümmung bei Cultur einseitig verletzter Wurzeln unter Wasser legte die Frage nahe, ob nicht decapitirte Wurzeln bei Cultur unter Wasser ein im Vergleiche zu ebenso gehaltenen intacten beschleunigtes Wachsthum zu erkennen geben.

Gleich die ersten Versuchsreihen, welche zur Lösung dieser Frage von Herrn Richard v. Wettstein unternommen wurden, gaben positive Resultate. Durch zahlreiche Wiederholungen der Versuche konnte die Thatsache, dass sich decapitirte Wurzeln unter Wasser stärker als intacte während des Wachsthums verlängern, über jeden Zweifel erhoben werden.

Zur Begründung dieser neuen Thatsache führe ich folgende Versuchsreihen vor.

Die Wurzelspitze wurde stets in einer Länge von 1 Mm. abgetragen. Die Wurzeln der Keimpflanzen und nur diese tauchten während des Versuchs unter Wasser (Hochquellenwasser).

Versuch Nr. 19. ***Zea Mais.*** (Temperatur 22 bis 23·5° C. Länge der Wurzeln im Beginne des Versuchs 20 bis 28 Mm.)

a) decapitirte Wurzeln			*b)* intacte Wurzeln		
		St_{24}[1]			St_{24}
Wurzel Nr.	1	29 Mm.	Wurzel Nr.	1	24 Mm.
„ „	2	37 „	„ „	2	22 „
„ „	3	23 „	„ „	3	25 „
„ „	4	40 „	„ „	4	13 „
„ „	5	36 „	„ „	5	23 „
„ „	6	35 „	„ „	6	21 „
„ „	7	37 „	„ „	7	26 „
„ „	8	30 „	„ „	8	13 „
„ „	9	43 „	„ „	9	24 „
„ „	10	39 „	„ „	10	22 „
„ „	11	37 „	„ „	11	23 „
„ „	12	22 „	„ „	12	29 „
	Mittel 34 Mm. (Z = 240 Proc.)			Mittel 22·1 Mm. (Z = 121 Proc.)	

[1] St_{24} bedeutet Streckung der wachsenden Region innerhalb 24 Stunden; für Wurzel Nr. 1 bedeutet St_{24}, dass innerhalb der genannten Zeit die wachsende Region sich von 10 auf 29 Mm. verlängert hat. Z = Zuwachs wurde für die wachsende Region (diese gleich 10 Mm. gesetzt) berechnet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 20. ***Zea Mais.*** (Temperatur 22 bis 23·5° C. Anfangslänge der Wurzeln 24 bis 29 Mm.)

a) decapitirte Wurzeln

	St_{24}
Wurzel Nr. 1	36 Mm.
„ „ 2	30 „
„ „ 3	31·5 „
„ „ 4	29 „
„ „ 5	22·5 „
„ „ 6	40·5 „
„ „ 7	31 „
„ „ 8	34·9 „
Mittel	31·9 Mm.
	(Z = 219 Proc.).

b) intacte Wurzeln

	St_{24}
Wurzel Nr. 1	26 Mm.
„ „ 2	25 „
„ „ 3	28 „
„ „ 4	29 „
„ „ 5	38 „
„ „ 6	21 „
„ „ 7	27 „
„ „ 8	29 „
Mittel	27·9 Mm.
	(Z = 179 Proc.).

Versuch Nr. 21. ***Zea Mais.*** (Temperatur 22·5° C.)

a) decapitirte Wurzeln

	A[1]	St_{12}[2]
Wurzel Nr. 1	12 Mm.	15 Mm.
„ „ 2	18 „	33 „
„ „ 3	10 „	25 „
„ „ 4	15 „	30 „
„ „ 5	16 „	31 „
„ „ 6	19 „	32 „
„ „ 7	18 „	28 „
„ „ 8	16 „	29 „
Mittel	15·5 Mm.	27·8 Mm.
		(Z = 178 Proc.).

b) intacte Wurzeln

	A	St_{12}
Wurzel Nr. 1	15 Mm.	20 Mm.
„ „ 2	17 „	20 „
„ „ 3	17 „	25 „
„ „ 4	13 „	21 „
„ „ 5	16 „	26 „
„ „ 6	11 „	15 „
„ „ 7	16 „	23 „
„ „ 8	18 „	21 „
Mittel	15·3 Mm.	21·3 Mm.
		(Z = 113 Proc.).

[1] A bedeutet Anfangslänge.

[2] St_{12} d. h. Streckung innerhalb 12 Stunden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 22. ***Zea Mais.*** (Temperatur 23 bis 23·5° C.)

a) decapitirte Wurzeln

	A	St_{24}
Wurzel Nr. 1	15 Mm.	49 Mm.
„ „ 2	14 „	39 „
„ „ 3	10 „	35 „
„ „ 4	12 „	40 „
„ „ 5	13 „	42 „
„ „ 6	13 „	45 „
„ „ 7	14 „	44 „
„ „ 8	13 „	44 „
Mittel	13·0 Mm.	41·5 Mm.
		(Z = 315 Proc.).

b) intacte Wurzeln

	A	St_{24}
Wurzel Nr. 1	16 Mm.	42 Mm.
„ „ 2	13 „	34 „
„ „ 3	16 „	32 „
„ „ 4	12 „	36 „
„ „ 5	14 „	29 „
„ „ 6	10 „	34 „
„ „ 7	11 „	33 „
„ „ 8	13 „	17 „
Mittel	13·1 Mm.	32·1 Mm
		(Z = 221 Proc.).

Versuch Nr. 23. ***Pisum sativum.*** (Temperatur 20·5 bis 21° C.)

a) decapitirte Wurzeln

	A	$St._{24}$
Wurzel Nr. 1	11 Mm.	33 Mm.
„ „ 2	9 „	27 „
„ „ 3	10 „	27 „
„ „ 4	8 „	22 „
„ „ 5	8 „	28 „
„ „ 6	10 „	28 „
„ „ 7	10 „	31 „
„ „ 8	8 „	30 „
„ „ 9	11 „	20 „
„ „ 10	9 „	28 „
Mittel	9·4 Mm.	27·3 Mm.
		(Z = 173 Proc.).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

b) intacte Wurzeln

	A	St_{24}
Wurzel Nr. 1.....	9 Mm.	28 Mm.
„ „ 2.....	10 „	26 „
„ „ 3.....	8 „	24 „
„ „ 4.....	11 „	27 „
„ „ 5.....	10 „	23 „
„ „ 6.....	8 „	26 „
„ „ 7.....	9 „	27 „
„ „ 8.....	10 „	24 „
„ „ 9.....	19 „	25 „
„ „ 10.....	9 „	28 „
Mittel.....	9·4 Mm.	25·8 Mm.

($Z = 158$ Proc.).

Versuch Nr. 24. ***Pisum sativum.*** (Temperatur 21° C.)

a) decapitirte Wurzeln

	A	St_{24}
Wurzel Nr. 1.....	11 Mm.	29 Mm.
„ „ 2.....	10 „	30 „
„ „ 3.....	12 „	30 „
„ „ 4.....	14 „	34 „
„ „ 5.....	17 „	37 „
„ „ 6.....	10 „	29 „
„ „ 7.....	17 „	32 „
Mittel....	31·5 Mm.	

($Z = 215$ Proc.).

b) intacte Wurzeln

	A	St_{24}
Wurzel Nr. 1.....	14 Mm.	30 Mm.
„ „ 2.....	14 „	29 „
„ „ 3.....	14 „	29 „
„ „ 4.....	15 „	30 „
„ „ 5.....	12 „	31 „
„ „ 6.....	11 „	28 „
„ „ 7.....	14 „	31 „
Mittel....	29·7 Mm.	

($Z = 197$ Proc.).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

10. Fortsetzung. Versuche über die Streckung jenes Theils der wachsenden Wurzelregion, in welcher die Darwin'sche Hauptkrümmung sich einstellt.

Es wurde oben (Vers. Nr. 8, S. 10) nachgewiesen, dass die Darwin'sche Hauptkrümmung sich in einer Region vollzieht, welche unterhalb der Zone des maximalen Wachsthums gelegen ist. Da nun in dieser Strecke, und zwar in der über der Wundstelle gelegenen Region die Convexität der Krümmung sich einstellt, so entsteht die Frage, ob nicht die Verwundung der Wurzelspitze eine Beschleunigung im Wachsthum gerade dieser Strecke herbeiführt.

Sollte sich dies herausstellen, so könnte, wie schon angedeutet, selbst zur Erklärung der in feuchten Medien sich vollziehenden Darwin'schen Krümmung verstärktes Wachsthum an der über der Wundstelle gelegenen Region herangezogen werden, obgleich der Totalzuwachs verletzter (decapitirter) Wurzeln unter diesen Verhältnissen — nämlich bei Wachsthum im feuchten Raume — geringer ist als der intact gebliebener.

Die zur Entscheidung dieser Frage eingeleiteten Versuche wurden theils mit im Wasser, theils mit im absolut feuchten Raume cultivirten Maiswurzeln vorgenommen. Es wurde jede Wurzel vor dem Experimente in drei Zonen getheilt; die erste hatte eine Höhe von 1 Mm. und nahm die Spitze in sich auf; die darüber liegende hatte eine Höhe von 2, die dritte eine Höhe von 4 Mm. Da die Darwin'sche Hauptkrümmung (bei Verletzung durch Anschnitt) in der zweiten Zone bei passender Cultur zu erwarten stand, zum mindesten aber in diese Strecke der grössere Theil der genannten Krümmung fallen musste, so war auf das Wachsthum dieser Strecke das Hauptaugenmerk zu lenken.

Ein Theil der zum Versuche genommenen Wurzeln blieb intact, bei dem anderen wurde die unterste millimeterhohe Zone abgeschnitten.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 25. ***Zea Mais.*** (Länge der Wurzeln im Beginn des Versuches 8 bis 9 Mm. Cultur der Wurzeln in Wasser bei 19·5 bis 20° C.)

a) intacte Wurzeln

Wurzel Nr. 1	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 6·2 Mm. ($Z = 55\%$)[1]
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 2·2 Mm. ($Z = 10\%$)
Wurzel Nr. 2	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 7·2 Mm. ($Z = 80\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 2·1 Mm. ($Z = 5\%$)
Wurzel Nr. 3	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 7·0 Mm. ($Z = 75\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 2·3 Mm. ($Z = 15\%$)

b) decapitirte Wurzeln

Wurzel Nr. 4	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 11·4 Mm. ($Z = 185\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 3·2 Mm. ($Z = 60\%$)
Wurzel Nr. 5	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 8·2 Mm. ($Z = 105\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 3·6 Mm. ($Z = 80\%$)
Wurzel Nr. 6	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 9·4 Mm. ($Z = 135\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 8 Stunden auf 3·4 Mm. ($Z = 70\%$)

Der durchschnittliche Zuwachs betrug mithin bei den intacten Wurzeln in der 2 Mm. hohen Zone 10, in der 4 Mm. hohen 70%; bei den decapitirten in der ersteren 70, in der letzteren 170% oder bei den intacten betrug das Verhältniss des Zuwachses der unteren

[1] Z = Zuwachs (2·2 Mm.) berechnet auf die anfängliche Länge (von 4 Mm.).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(2 Mm. hohen) zur oberen (4 Mm. hohen) Zone 1:7; bei den decapitirten hingegen 1:2; woraus sich ergibt, dass bei in Wasser cultivirten Maiswurzeln jene Zone, in welcher die Darwin'sche Hauptkrümmung sich vollzieht, nach erfolgter Decapitation relativ stärker wächst, d. h. stärker sich streckt, als wenn die Abtragung der Wurzelspitze nicht vorgenommen worden wäre.

Bei mehrfacher Wiederholung dieser Versuche mit Mais und Erbse wurde im Wesentlichen das gleiche Resultat erhalten.

Versuch Nr. 26. ***Zea Mais.*** (Länge der Wurzeln 12 bis 14 Mm. Cultur im dunstgesättigten Raume bei 21 bis 22° C.)

a) intacte Wurzeln

Wurzel Nr. 1	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 7·5 Mm. ($Z = 87\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 3·0 Mm. ($Z = 50\%$)
Wurzel Nr. 2	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 7·3 Mm. ($Z = 82\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 2·4 Mm. ($Z = 20\%$)
Wurzel Nr. 3	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 6·8 Mm. ($Z = 70\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 2·5 Mm. ($Z = 25\%$)
Wurzel Nr. 4	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 7·8 Mm. ($Z = 95\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 2·25 Mm. ($Z = 12\%$)

b) decapitirte Wurzeln

Wurzel Nr. 5	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 6·0 Mm. ($Z = 50\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 2·5 Mm. ($Z = 25\%$)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

b) decapitirte Wurzeln

Wurzel Nr. 6	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 5·67 Mm. ($Z = 44\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 3·33 Mm. ($Z = 66\%$)
Wurzel Nr. 7	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 6·75 Mm. ($Z = 68\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 3·25 Mm. ($Z = 62\%$)
Wurzel Nr. 8	4 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 7·0 Mm. ($Z = 75\%$)
	2 Mm. hohe Zone; wuchs nach 4 Stunden auf 2·5 Mm. ($Z = 25\%$)

Auch diese Versuchsreihe zeigt eine Beschleunigung im Wachsthum jener Zone, in welcher die Darwin'sche Hauptkrümmung einträte, wenn die Wurzel ihrer Spitze beraubt werden würde.

Dass aber bei dieser Versuchsanstellung die Verhältnisse an den einzelnen Wurzeln viel weniger klar als bei der früheren hervortreten, haben weitere Versuche gelehrt.

Es wurden nämlich zahlreiche ähnliche Versuchsreihen durchgeführt, von welchen einzelne wohl ein merklich abweichendes Resultat lieferten, ein nahezu gleiches Wachsthumsverhältniss der correspondirenden Zonen der intacten und decapitirten Wurzeln, oder selbst ein im Vergleiche zu Versuch 23 entgegengesetztes. Wenn man aber aus allen mit einer bestimmten Versuchspflanze angestellten Versuchen den Durchschnitt zieht, so ergibt sich ein mit der Versuchsreihe Nr. 23 im Wesentlichen übereinstimmendes Resultat, so dass man wenigstens mit Wahrscheinlichkeit den Satz aussprechen kann: Bei im dunstgesättigten Raume cultivirten Wurzeln wächst jene Zone, in welcher die Darwin'sche Hauptkrümmung sich vollzieht, nach erfolgter Decapitation relativ stark, d. h. sie streckt sich stärker, als wenn die Wurzel unverletzt geblieben wäre.

Ferner: Obgleich im feuchten Raume wachsende decapitirte Wurzeln einen geringeren Totalzuwachs aufweisen als intact gebliebene, wächst doch bei

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ersteren eine unterhalb der maximalen Zuwachszone gelegene, an die Spitze angrenzende Zone stärker als die correspondirende Zone intact gebliebener Wurzeln.

11. Fortsetzung. Einfluss des Mediums auf das Längenwachsthum intacter und decapitirter Wurzeln.

Die Versuche, auf welche ich mich oben (p. 240) bezog, ferner die Versuchsreihen Nr. 17 bis 24 haben zu folgenden Resultaten geführt: in feuchten Medien (im dampfgesättigten Raume, aber auch im feuchten Sägemehl, feuchter Erde) wachsen die decapitirten Wurzeln weniger stark als die intacten, im Wasser hingegen die ersteren stärker als die letzteren.

Der Versuch Nr. 25 zeigt, dass die Beschleunigung des Längenwachsthums unter Wasser cultivirter decapitirter Wurzeln nicht in gleichem Grade alle Zonen der wachsenden Region trifft, sondern, dass die über der Wurzelspitze gelegene Region, diejenige nämlich, in welcher sich die Darwin'sche Krümmung vollzieht, relativ am meisten gestreckt wird. Trotz der Retardation des Wachsthums der im feuchten Raume cultivirten decapitirten Wurzeln ist auch hier eine partielle Beschleunigung, wenn auch mit einer weniger grossen Sicherheit wahrzunehmen und zwar in derselben Zone, welche bei den unter Wasser cultivirten relativ beschleunigt wächst. (Vers. Nr. 26.)

Die Entfernung der Wurzelspitze ruft also in der an dieselbe angrenzenden Region eine Veränderung hervor, die sich zunächst in einer relativ starken Dehnung dieser Partie zu erkennen gibt. Diese Veränderung darf wohl als eine pathologische angesehen werden. Auf welchen in der verletzten Wurzel stattfindenden Vorgängen dieses Verhalten beruht, soll im nächsten Paragraphe erörtert werden, hier möge nur geprüft werden, welchen Täuschungen der Beobachter bei Beurtheilung der Wachsthumsgrösse decapitirter Wurzeln ausgesetzt ist, wenn er nicht auf die Qualität des Mediums Rücksicht nimmt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Cultivirt man intacte und decapitirte Wurzeln im absolut feuchten Raume und überfluthet man dieselben zeitweilig mit Wasser, wie dies von Sachs[1] empfohlen wurde und für viele Versuche gewiss auch sehr empfehlenswerth ist, so gelangt man bezüglich der Wachsthumsfähigkeit solcher Wurzeln zu ganz unklaren Resultaten, da nämlich decapitirte Wurzeln, so lange sie sich im absolut feuchten Raume befinden, weniger stark als die intacten wachsen, hingegen eine Beschleunigung erfahren werden, wenn ihnen tropfbares Wasser geboten wird. Bei dieser Versuchsanstellung, die aber mit Rücksicht auf die gestellte Frage als eine verfehlte zu betrachten ist, kann sehr leicht die im feuchten Raume sich einstellende Retardation des Längenwachsthums dem Beobachter entgehen.

Eine andere Fehlerquelle kann durch den Gang der Temperatur während der Versuchsanstellung sich ergeben. Wenn die Keimlinge sich im dunstgesättigten Raume befinden und die Temperatur während des Versuchs sinkt, so wird ein Theil des Wasserdampfes sich in Tropfenform auf die Wurzeln niederschlagen und eine Beschleunigung des Wachsthums der decapitirten Wurzeln herbeiführen, was aber nicht eintreten wird, wenn der Versuch bei constanter oder steigender Temperatur verläuft. Es ist also zur Entscheidung der Frage über das Längenwachsthum intacter und decapitirter Wurzeln gar nicht gleichgiltig, ob bei Cultur der Wurzeln im feuchten Raume steigende oder fallende Temperatur herrscht.

Cultivirt man die Versuchspflänzchen in feuchten Medien (Sägemehl, feuchter Erde), so wird man, um ein reines Resultat zu erhalten, darauf bedacht sein müssen, den Zutritt tropfbaren Wassers zu den Wurzeln zu verhindern. Desshalb wurden bei den diesbezüglichen von uns ausgeführten Versuchen die betreffenden Medien nur mässig befeuchtet, die Wurzeln der Keimlinge kamen erst dann in das Sägemehl oder in die Erde, nachdem alles Wasser absorbirt wurde und, um vollkommen sicher zu gehen, wurden bei unseren Culturen die Wurzeln nicht direct in das Substrat eingeführt, sondern in vorher mit einem dünnen Holzstabe ein-

[1] Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, Bd. I, p. 411 und 412.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gebohrte verticale Canäle gebracht, so dass die Wurzeln, bevor sie mit dem feuchten Medium in Berührung kamen, sich noch durch einige Zeit im dunstgesättigten Raum befanden.[1] Unsere Aussaaten wurden stets vor Verdunstung geschützt, so dass im Verlauf des ganzen Versuches das Medium fast vollkommen gleichmässig feucht blieb und ein neuerliches Begiessen, welches nur störend gewirkt hätte, unnöthig war.

All' diese Vorsichten blieben seitens der anderen Beobachter unberücksichtigt und man darf sich desshalb nicht wundern, dass deren Resultate von den unseren abweichen.

Während wir bei möglichst constanter Temperatur operirten,[2] liess Kirchner seinen Keimlingen in dieser Beziehung einen viel grösseren Spielraum. Schon die erste von ihm mitgetheilte Versuchsreihe[3] lief bei einer Temperatur von 14—23° C. ab; der Verfasser hat nicht angegeben, ob er bei steigender, fallender oder unregelmässig wechselnder Temperatur arbeitete, und doch ist nach meiner obigen Darlegung dies für das Resultat nicht gleichgiltig. Die meisten seiner übrigen Versuche verliefen bei 14—19°C.; kein einziger bei nahezu constanter Temperatur.

Während wir bei Cultur in feuchten Medien (Sägemehl, Erde) den directen Zutritt tropfbaren Wassers vermieden, hat Kirchner die Wurzeln seiner Versuchspflänzchen gar nicht vor Zufuhr tropfbaren Wassers bewahrt; im Gegentheile seine sich mehrfach wiederholende Angabe, dass er mit nassem[4] Sägemehl operirte, lässt annehmen, dass den Keimlingen reichlich tropfbares Wasser vom Substrate zufloss.

Die hier nur angedeuteten Unvollkommenheiten der von Kirchner unternommenen Versuche, die unvollständige Eli-

---

[1] Vergl. hierüber Molisch, l. c. p. 364.

[2] Es war dies schon bei unseren älteren im „Bewegungsvermögen" veröffentlichten Untersuchungen der Fall; später, als wir den Einfluss der Temperatur auf das Wurzelwachsthum näher kennen lernten, wurde auf dieses Moment noch grössere Aufmerksamkeit gelenkt, wie aus den hier mitgetheilten Versuchen, aber auch aus der von Molisch publicirten, eben citirten Arbeit hervorgeht.

[3] L. c. pag. 17.

[4] Vergl. oben pag. 18.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

minirung der Individualität bei seinen Experimenten in Folge zu kleiner Beobachtungsreihen, erklären wohl zur Genüge die Nichtübereinstimmung seiner und unserer Resultate. [1]

Nach den gegebenen Auseinandersetzungen kann der schon oben[2] berührte Widerspruch zwischen Krabbe's und meinen Beobachtungen nicht befremden. Da indess Krabbe gar keine Beobachtungen mittheilt, die angewendete Methode nicht beschreibt, ja nicht einmal erwähnt, welcher Art das Medium war, in welchem seine Keimlinge wurzelten, so entziehen sich seine Behauptungen jeder Kritik.

Überblickt man all' die Momente, welche für das Längenwachsthum decapitirter Wurzeln massgebend sind, so wird man wohl zur Überzeugung gelangen, dass diejenigen, welche sich ausser mir und meinen Mitarbeitern mit dieser Frage beschäftigten, die Sache zu leicht nahmen, und dass die von Krabbe[3] geäusserte Meinung, „es sei zu verwundern, dass man in dieser Frage noch über das Thatsächliche uneinig sei, da die in dieser Angelegenheit erforderlichen Experimente gerade nicht zu den schwierigsten der experimentellen Pflanzenphysiologie gehören", auf sehr oberflächlicher Kenntniss des Gegenstandes beruht.

---

[1] Kirchner hat neuerdings, ohne auch nur durch eine einzige neue Beobachtung seine früheren spärlichen und mangelhaften Versuche zu ergänzen, den Versuch gemacht, die überaus sorgfältigen und ausgedehnten von Molisch erhaltenen Untersuchungen als unrichtig hinzustellen. (Ber. der deutschen bot. Ges. Bd. I, pag. 540). Kirchner beruft sich dabei neuerdings auf Ciesielski, Sachs und Darwin. Ich habe aber schon oben gesagt, dass Sachs nur mit zwei Wurzeln operirte und Darwin gar keine messenden Versuche über den fraglichen Gegenstand angestellt hat. Was aber den Hinweis auf Ciesielski anlangt, so finde ich in der ganzen Abhandlung desselben (Untersuch. über die Abwärtskrümmung der Wurzel, in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. I) nur eine auf unsere Frage bezugnehmende Stelle (pag. 21), welche besagt, dass eine ihrer Spitze beraubte Wurzel weiter wächst. Um wie viel, ist nirgends gesagt. Über Kirchner's letztgenannte Schrift wird sich Jedermann leicht ein Urtheil bilden können; ich erachte mich desshalb der Mühe überhoben, jenen unwürdigen Angriff abzuwehren, den er direct gegen Molisch und indirect gegen mich unternommen hat.

[2] Siehe oben pag. 240.

[3] L. c. pag. 226.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

12. Plasmolytische mit intacten und decapitirten Wurzeln angestellte Versuche.

Da ich bei Wurzeln, welche eben deutliche Darwin'sche Krümmung angenommen hatten, nach Vornahme der Plasmolyse fand, dass die Krümmung entweder nicht ausgeglichen oder geradezu verstärkt wird und letzteres Verhalten durch eine geringere Elasticität der an der convexen Seite der Darwin'schen Hauptkrümmung gelegenen Gewebe am einfachsten zu erklären ist, so kam ich auf den Gedanken, durch Plasmolyse zu prüfen, ob die sich streckenden Partien intacter und decapitirter Wurzeln in den Elasticitätsverhältnissen differiren.

Dass ich die Versuche vor Allem mit unter Wasser cultivirten Wurzeln anstellte, wird man wohl begreiflich finden, da gerade solche Wurzeln, wie wir gesehen haben, die Darwin'sche Krümmung auffallend hervortreten lassen.

Die Plasmolyse wird, wie bekannt, gewöhnlich angewendet, um die Grösse des Turgors eines Organes oder Gewebes zu bestimmen.

Werden die Zellwände durch den Druck der Zellflüssigkeit gespannt, so vergrössert sich das Volum der Zellen; letzteres kann aber durch Plasmolyse nur dann wieder verringert werden, wenn die Zellwände genügend elastisch sind. Sind sie es nicht, sind sie ductil, so kann begreiflicher Weise durch Plasmolyse das Zellenvolum nicht verringert und mithin die Turgorgrösse nicht bestimmt werden.

Man wird nun, wie leicht einzusehen, unter der Annahme eines bestimmten Turgors aus der plasmolytischen Verkürzung eines Organes auch einen Schluss auf den Grad der Elasticität der Zellwände ziehen können.[1]

In allen nachfolgenden Versuchen wurde zur Plasmolyse eine zehnprocentige Kochsalzlösung benützt.

---

[1] Leider konnte ich keinen andern Weg finden, die Elasticität der Wurzeln (wachsende Enden derselben) zu prüfen; alle Versuche, auf directem Wege diese Eigenschaft zu prüfen, schlugen fehl.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 27. ***Zea Mais.*** (Cultur im Wasser bei 23 bis 23·5° C.)

a) decapitirte Wurzeln

	A		St_{12}		P[1]	
Wurzel Nr. 1	12	Mm.	15	Mm.	13	Mm.
2	18	„	33	„	31	„
3	10	„	25	„	22	„
4	15	„	30	„	27	„
5	16	„	31	„	29	„
6	19	„	32	„	31	„
7	18	„	28	„	26	„
8	16	„	29	„	27	„
Mittel	15·5	Mm.	27·8	Mm.	25·7	Mm.

Diese acht Wurzeln wuchsen in 12 Stunden im Durchschnitte um 79·3 Procent und verkürzten sich bei der Plasmolyse um 7·5 Procent.

Die procentische Berechnung der Streckung ist auf die durchschnittliche Anfangslänge, die procentische Berechnung der plasmolytischen Verkürzung auf die nach 12 Stunden erreichte durchschnittliche Länge der Wurzeln berechnet.

b) intacte Wurzeln

	A		St_{12}		P	
Wurzel Nr. 1	15	Mm.	20	Mm.	16	Mm.
2	17	„	20	„	18	„
3	17	„	25	„	22	„
4	13	„	21	„	19	„
5	16	„	26	„	23	„
6	11	„	15	„	13	„
7	16	„	23	„	20	„
8	18	„	21	„	18	„
Mittel	15·3	Mm.	21·3	Mm.	18·6	Mm.

[1] A bedeutet anfängliche Länge, St_{12} Länge nach 12 Stunden, P Länge nach erfolgter Plasmolyse.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese acht Wurzeln wuchsen in zwölf Stunden im Durchschnitt um 39·2 Procent und verkürzten sich hierauf bei der Plasmolyse um 12·7 Procent (procentische Berechnung wie bei *a*).

Versuch Nr. 28. ***Zea Mais.*** (Cultur im Wasser bei 22·5 bis 23° C.)

a) decapitirte Wurzeln

	A		St_{24}		P	
Wurzel Nr. 1	15	Mm.	49	Mm.	46	Mm.
2	14	„	33	„	29	„
3	10	„	35	„	32	„
4	12	„	40	„	36	„
5	13	„	42	„	40	„
6	13	„	45	„	42	„
7	14	„	44	„	42	„
8	13	„	44	„	41	„
Mittel	13·0	Mm.	41·5	Mm.	38·5	Mm.

Die Verlängerung beträgt 219·2, die plasmolytische Verkürzung 7·2 Procent.

b) intacte Wurzeln

	A		St_{24}		P	
Wurzel Nr. 1	16	Mm.	42	Mm.	40	Mm.
2	13	„	34	„	31	„
3	16	„	32	„	30	„
4	12	„	36	„	34	„
5	14	„	29	„	27	„
6	10	„	34	„	31	„
7	11	„	33	„	31	„
8	13	„	17	„	14	„
Mittel	13·1	Mm.	32·1	Mm.	29·7	Mm.

Mithin Verlängerung 145, Verkürzung 7·4 Procent.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Versuch Nr. 29. ***Zea Mais.*** (Cultur im Wasser bei 22 bis 23·5° C. Länge der Wurzeln im Beginne des Versuches 20 bis 28 Mm.)

a) decapitirte Wurzeln

	St'_{24}		P	
Wurzel Nr. 1	29	Mm.	27	Mm.
2	37	„	35	„
3	23	„	21·5	„
4	40	„	38	„
5	36	„	33	„
6	35	„	32	„
7	37	„	34	„
8	30	„	29	„
9	43	„	40·5	„
10	39	„	36	„
11	37	„	34	„
12	22	„	20·5	„
Mittel	34	Mm.	31·7	Mm.

Die Verlängerung betrug, auf die anfängliche Länge der wachsenden Region (= 10 Mm.) bezogen, 240, die plasmolytische Verkürzung 6·7 Procent.

St'_{24} bedeutet hier und in den folgenden Reihen die Zunahme der sich streckenden Region, welche in allen Fällen gleich 10 Mm. gesetzt wurde, was dem thatsächlichen Verhältnisse nahezu entspricht.

b) intacte Wurzeln

	St'_{24}		P	
Wurzel Nr. 1	24	Mm.	21	Mm.
2	22	„	18	„
3	25	„	21	„
4	13	„	10	„
5	23	„	20	„
6	21	„	19	„
7	26	„	23	„
8	13	„	11	„
9	24	„	21	„
10	22	„	19·5	„
11	23	„	21	„
12	29	„	27·5	„
Mittel	22·1	Mm.	19·3	Mm.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Mithin Verlängerung 121, Verkürzung 12·6 Procent. (Berechnung wie bei *a*; das Gleiche gilt auch für die nächsten Versuche.)

Versuch Nr. 30. ***Zea Mais.*** (Cultur im Wasser bei 23·5° C. Länge der Wurzeln im Beginne des Versuchs 23 bis 30 Mm.)

a) decapitirte Wurzeln

	St'_{24}		P	
Wurzel Nr. 1	36	Mm.	33·5	Mm.
2	30	„	28	„
3	31·5	„	29	„
4	29	„	27	„
5	22·5	„	21	„
6	40·5	„	37	„
7	31	„	29	„
8	34·5	„	32	„
Mittel	31·9	Mm.	29·6	Mm.

Mithin Verlängerung 219, Verkürzung 7·3 Procent.

b) intacte Wurzeln.

	St'_{24}		P	
Wurzel Nr. 1	26	Mm.	24	Mm.
2	25	„	22	„
3	28	„	26	„
4	29	„	27	„
5	38	„	35	„
6	21	„	19	„
7	27	„	25	„
8	29	„	26·5	„
Mittel	27·9	Mm.	25·6	Mm.

Mithin Verlängerung 179, Verkürzung 8·2 Procent.

Aus diesen und mehreren anderen Versuchen, welche ich, um nicht zu ermüden, übergehe, ergibt sich, dass decapitirte und unter Wasser cultivirte Wurzeln sich, nachdem sie eine ansehnliche Strecke unter diesen Verhältnissen wuchsen, nach erfolgter Plasmolyse weniger zusam-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

menziehen als unter den gleichen Bedingungen gehaltene intacte Wurzeln.

Da die mikroskopische Untersuchung[1] der plasmolytischen Wurzeln sowohl bei den decapitirten, als bei den intact gebliebenen eine gleichmässige Contraction des Primordialschlauches nachwies, so kann die ungleiche Zusammenziehung der Wurzeln nur auf ungleiche Beschaffenheit der Wand zurückgeführt werden, und da sich die decapitirten Wurzeln weniger zusammenziehen als die intacten, so ergibt sich, dass die Zellwände der ersteren weniger elastisch sind als die der letzteren.

Dieser Unterschied in den Elasticitätsverhältnissen intacter und decapitirter Wurzeln kann in zweierlei Ursachen begründet sein, wie die nachfolgende Betrachtung lehren wird.

Es ist bekannt, dass die Meristeme und die unmittelbar aus diesen sich entwickelnden Dauergewebe weich, fast plastisch und ductil, also nur im geringen Grade elastisch sind. In weiteren Entwicklungsstadien, zur Zeit der grossen Turgordehnung, setzen die Zellwände dieser Gewebe der Dehnung schon einen grösseren Widerstand entgegen und erreichen einen hohen Grad von Elasticität. Später aber, wenn das Intussusceptionswachsthum beendigt ist und damit das Wachsthum aufhört, zeigt sich deren Elasticität wieder vermindert.

Es kann also die Ursache der verminderten Elasticität decapitirter Wurzeln entweder darin liegen, dass die Zellwände gewissermassen relativ lange in dem Jugendstadium verharren, nämlich ihre Ductilität länger als die intacter bewahren, oder darin, dass die Intussusception sehr frühzeitig die durch den Turgor erreichte Dehnung der Zellwände fixirt.

Da nun die decapitirten Wurzeln, wie wir gesehen haben, nicht in der normalen Zone des stärksten Wachsthums, sondern in der an die Wurzelspitze angrenzenden jüngeren Partie eine

[1] Auch die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass die über der Wurzelspitze gelegene Strecke decapitirter Wurzeln bei weiterem Wachsthume eine grössere Dehnung erfährt, als die correspondirenden Partien intact gebliebener, indem die Zellen der ersteren stärker in die Länge gestreckt sind als die letzteren, was sich begreiflicher Weise bei den unter Wasser cultivirten viel klarer als bei den im feuchten Raume cultivirten ausprägt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

übermässige Dehnung erleiden und da sich weiter herausgestellt hat, dass bei der Plasmolyse diese letztgenannten Partien die relativ schwächste Zusammenziehung erfahren, so kann nicht daran gezweifelt werden, dass decapitirte unter Wasser wachsende Wurzeln im Ganzen ductiler sind als die intacten, und dass es die an die Wurzelspitze angrenzende jugendliche, aber schon stark turgescente, relativ stark entwickelte Zone ist, welche eine im Vergleiche zu der correspondirenden Zone intacter Wurzeln vermehrte Ductilität aufweist.

Es wäre nun weiter zu prüfen, ob im dunstgesättigten Raume cultivirte, decapitirte Wurzeln im plasmolytischen Verhalten mit decapitirten, in Wasser gezogenen übereinstimmen.

Eine grosse Zahl von auf diese Frage bezugnehmenden, mit grösster Genauigkeit ausgeführten Versuchen hat leider zu keinem klaren Ergebnis geführt. Das Verhalten der decapitirten Wurzeln war im Vergleiche zu dem der intacten ein schwankendes. Das Mittel, aus allen Werthen ergab, dass die decapitirten sich etwas weniger bei der Plasmolyse zusammenziehen, als die intact gebliebenen, so dass eben nur mit Wahrscheinlichkeit der oben bezüglich der in Wasser cultivirten Wurzeln ausgesprochene Satz sich auch auf die im feuchten Raume gezogenen anwenden lässt.

Bei der Discussion der Resultate wird sich ergeben, warum die im feuchten Raume cultivirten Wurzeln die Erscheinung der Ductilität der Endzone nicht mit derselben Deutlichkeit wie die unter Wasser gewachsenen zu erkennen geben.

13. Versuch einer Erklärung der Darwin'schen Krümmung.

Ehe ich daran gehe, aus den im Vorhergegangenen mitgetheilten Thatsachen meine Vorstellung über das Zustandekommen der Darwin'schen Krümmung abzuleiten, dürfte es zweckmässig sein, vorerst jene Ansichten vorzuführen und zu prüfen, welche über diese Erscheinung bis jetzt geäussert wurden.

Darwin, der Entdecker der in Rede stehenden Wurzelkrümmung, betrachtet dieselbe als die Folge eines Reizes, welcher ähnlich wie er dies bezüglich des Geotropismus ausgesprochen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hat, von der als allein reizempfänglich hingestellten Spitze ausgeht und auf die wachsende Region übertragen wird, wo in Folge der Reizauslösung das verstärkte Wachsthum stattfinden soll.

Weder die Qualität noch die Aufnahme des Reizes, noch die Fortleitung desselben wurde von Darwin bewiesen. Die entwickelte Ansicht kann desshalb nur den Werth einer noch unerwiesenen Hypothese beanspruchen.

Diese Hypothese hat mit Rücksicht auf jene wichtigen Fälle, in denen die Krümmung durch einseitige Entfernung der Wurzelspitze hervorgerufen wird, auch ihre bedenkliche Seite. Man kann wohl annehmen, dass durch einseitigen, auf die Wurzelspitze ausgeübten Druck von der angegriffenen Seite aus ein Reiz ausgehe; nicht aber von einem Theil der Wurzelspitze, der abgetragen wurde. Nicht mit Unrecht sagt deshalb Detlefsen[1] gelegentlich der Kritik der Darwin'schen Hypothese über das Zustandekommen der genanten Krümmung: „wie kann von einer Reizung der Wurzelspitze noch die Rede sein, wenn überhaupt keine Wurzelspitze mehr vorhanden ist".

Man könnte freilich der Darwin'schen Hypothese in diesem und ähnlichen Fällen, wenn nämlich eine starke einseitige Verletzung oder einseitige Tödtung der Wurzelspitze stattgefunden hat, die Deutung geben, dass an der verletzten oder abgestorbenen Seite der Wurzelspitze chemische Individuen, etwa Zersetzungsproducte der Eiweisskörper, entstehen, welche einen chemischen Reiz auf die benachbarten, noch lebenden Gewebspartien übertragen und schliesslich die einseitige Förderung des Wachsthums in der über der Wundstelle gelegenen Partie verursachen. Wie dem indess auch sei, eine mechanische Erklärung des Phänomens liegt in der Darwin'schen Hypothese nicht und lässt sich aus derselben nicht ableiten.

In meinem Buche über das Bewegungsvermögen habe ich nicht den Versuch gemacht, die Darwin'sche Krümmung mechanisch zu erklären, sondern sprach mich nur dahin aus, dass ein durch Verletzung hervorgerufenes vermehrtes Wachsthum, wie es bei

---

[1] Über die von Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitze, in Sachs' Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg. Bd. II, pag. 643.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dieser Erscheinung vorliegt, mit den Erfahrungen über die Weiterentwicklung verletzter Organe nicht im Widerspruche steht.

Detlefsen versuchte die Darwin'sche Wurzelkrümmung folgendermassen zu erklären. Er sagt:[1] „Bekanntlich umschliesst die Wurzelhaube eine ziemlich lange Strecke der Wurzelspitze; bei einer kräftigen *Faba*-Wurzel zum Beispiele fand ich sie 5·5 Mm. weit im festen Zusammenhang mit dem umliegenden Gewebe. Zwischen der Wurzelhaube und dem inneren Gewebe besteht eine ziemlich bedeutende Gewebespannung, der Art, dass diese Gewebe in ihrem Ausdehnungsstreben durch die Wurzelhaube gehemmt werden, die Wurzelhaube selbst also durch dieselbe gedehnt ist, darauf weist schon die grosse Steifheit der Wurzelspitzen hin. Die geringe Dehnbarkeit der Wurzelhaube macht es erklärlich, warum nur ein geringes, kaum merkbares Auseinanderklaffen der beiden Hälften der Wurzelhaube stattfindet, wenn man die Spitze einer dicken, in Wasser liegenden Wurzel durch einen medianen Längsschnitt spaltet. Wird ein Theil der Wurzel auf einer Seite getödtet oder stark beschädigt, so setzt derselbe der Ausdehnung der inneren Gewebe nur noch einen geringen Widerstand entgegen, und es ist klar, dass diese einseitige Verminderung der Gewebespannung auf der ganzen, von der Wurzelhaube eingeschlossenen Partie und selbst noch ein Stückchen oberhalb derselben ein vermehrtes Längenwachsthum zur Folge hat.

Wenn diese Erklärung richtig ist, müssen auch Verletzungen, angebracht an eine Stelle, die oberhalb der Wurzelspitze liegt, doch noch von der Wurzelhaube bedeckt sind, dieselben Krümmungen hervorrufen.....“

Im Wesentlichen wird also die durch die Verletzung geänderte, im Bereiche der Vegetationsspitze herrschende Gewebespannung als Ursache der Darwin'schen Krümmung hingestellt. Dass ein Meristem, noch dazu ein so jugendliches, wie das der Wurzelvegetationsspitze gegenüber der Wurzelhaube stark gespannt sein sollte, ist von vorneherein sehr unwahrscheinlich und ein Blick auf einen Längschnitt einer Wurzel (z. B. der Maiswurzel)[2] zeigt augenscheinlich, wie ausserordentlich

[1] L. c. pag. 673.

[2] Vergl. z. B. die Abbildungen in Sachs, Lehrb. 3. Aufl. pag. 146 oder Wiesner, Elemente der Anat. u. Physiol. der Pflanzen, pag. 141.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gering im günstigsten Falle die Gewebespannung zwischen diesen beiden Geweben sein kann. Die Vegetationsspitze der Maiswurzel wird rundum bloss in einer Strecke von 0·4 Mm. von einer an sich schon schmalen nach oben sich sehr stark verjüngenden Zone der Wurzelhaube umkleidet, welche theilweise schon im Zerfalle begriffen ist, und die auf das umschlossene Gewebe nur einen höchst minimalen Druck ausüben kann. Dieser Druck soll nun durch „Tödtung oder Beschädigung" der Wurzelspitze beseitigt werden. Selbst wenn man an einer Seite die Wurzelhaube vollständig abträgt, so ist nicht die mindeste Ausdehnung des Gewebes an der von der Wurzelhaube befreiten Stelle wahrzunehmen. Wie aber einseitige Belegung der Wurzelhaube mit einem Schellacktröpfchen, welches ja sehr starke Darwin'sche Krümmung hervorruft und dabei erstarrt, den Widerstand verringern soll, welcher der Ausdehnung des Gewebes der Wurzelspitze in Folge der Bedeckung mit der normalen Wurzelhaube entgegenstand, wäre nicht einzusehen; eher müsste man das Gegentheil annehmen.

Schneidet man von der Wurzelvegetationsspitze eines Mais- oder Bohnenkeimlings *(Phaseolus multiflorus)* ein Scheibchen ab, wie dies zu machen wäre, wenn Darwin'sche Krümmung eingeleitet werden sollte, so findet man, dass die verletzte Partie ihre Gestalt entweder gar nicht ändert, oder sogar nach einigen Minuten concav wird. Nach Detlefsen müsste die freigelegte Stelle convex werden. Dass bei unseren Beobachtungen in einzelnen Fällen eine schwache Concavität constatirt wurde, ist offenbar auf eine Verletzung der Zellen des Vegetationskegels zurückzuführen, welche durch den Anschnitt ihren — an sich geringen — Turgor einbüssten.

Es ist also an der Vegetationsspitze der Wurzeln keine Gewebespannung zwischen dem Meristem und der Haube zu constatiren.

Aber selbst wenn eine solche vorhanden wäre, so könnte sie das Eintreten der Darwin'schen Krümmung noch nicht erklären. Da die Krümmung sich viel später als die angebliche Aufhebung der Gewebespannung einstellt, so könnte die erstere nur als eine mittelbare Folge der letzteren angesehen werden. Dass aber die Ausdehnung eines im Druck gespannt gewesenen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gewebes nach Aufhebung des Druckes dessen Wachsthum begünstige, ist für den speciellen vorliegenden Fall von Detlefsen nicht bewiesen worden und ist aus unseren anderweitigen Kenntnissen nicht abzuleiten. Eher dürfte man annehmen, dass die plötzliche Ausdehnung des Gewebes den Turgor der einzelnen Zellen und damit die Wachsthumsfähigkeit derselben herabsetzen müsste.

Die von Detlefsen gegebene Erklärung der Darwin'schen Krümmung lässt sich mithin nicht aufrecht erhalten. Auch steht dieselbe im Widerspruch mit folgender Thatsache. Wenn man Wurzelspitzen einseitig ihrer Haube entkleidet ohne Verletzung des unterliegenden Meristems, so tritt gar keine Darwin'sche Krümmung ein; nur die Verletzung oder partielle Abtragung des Meristems der Vegetationsspitze ruft die Krümmung hervor. Und doch sollte — wenn Detlefsen's Erklärung richtig wäre — gerade bei dieser Behandlung der Wurzel die Darwin'sche Krümmung am vollkommensten zu Stande kommen.

Es ist nicht leicht, die Wurzelhaube einseitig und ohne Verletzung der Nachbargewebe abzutragen. Doch gelingt es bei einiger Geschicklichkeit und viel Geduld, mittelst des Messers eine Seite der Vegetationsspitze ohne Beschädigung der letzteren freizulegen. Durch die mikroskopische Prüfung des abgetragenen Stückes lässt sich entscheiden, ob dies gelungen ist oder nicht.

Andere Erklärungen der Darwin'schen Krümmung als die hier vorgeführten, sind mir nicht bekannt geworden.

Ich gehe nun daran, unter Zugrundelegung der oben mitgetheilten neuen Thatsachen meine auf die Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung abzielende Vorstellung zu entwickeln.

Es ist oben gezeigt worden, dass die Darwin'sche Hauptkrümmung — und mit dieser wollen wir uns zunächst beschäftigen — sich am raschesten und energischesten vollzieht, wenn die einseitig verletzte Wurzel sich zur Zeit des Eintrittes der Krümmung unter Wasser befindet. Es werden dementsprechend jene mechanischen Veränderungen, welche die genannte Krümmung begründen, sich voraussichtlich am deutlichsten an Wurzeln nachweisen lassen, welche unter Wasser wuchsen.

Wenn eine decapitirte Wurzel unter Wasser cultivirt wird, so wächst sie, oder, unverfänglicher gesagt, verlängert sie sich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stärker als eine intact gebliebene unter den gleichen Verhältnissen gehaltene. (S. oben p. 252.) Die Verletzung befördert also die Verlängerung. Wenn ich nun an einer Wurzel die Spitze einseitig abtrage und finde, dass sie bei Cultur unter Wasser an der über der Wundstelle gelegenen Stelle eine convexe Krümmung annimmt, so darf ich wohl mit Rücksicht auf das Verhalten decapitirter, unter Wasser gehaltener Wurzeln sagen, dass die Verletzung der Wurzelspitze in der über der Wundstelle gelegenen Region Veränderungen hervorgerufen haben, welche zur einseitigen Verlängerung der Wurzel und damit zum Convexwerden der Wundseite führen mussten.

Die Veränderung, welche in decapitirten Wurzeln die Verlängerung, an einseitig verletzten Wurzeln die Krümmung hervorruft, haben wir oben bereits kennen gelernt; es ist dies die nach der Verletzung sich einstellende starke Ductilität der Zellwände in jener Gewebsregion, in welcher die Darwin'sche Krümmung sich vollzieht. Die Zellwände setzen in diesem Zustande dem Drucke der Zellflüssigkeit einen geringern Widerstand entgegen als unter normalen Verhältnissen und so kann selbst ein relativ geringer Turgor eine starke Dehnung der Zellwände und damit eine starke Verlängerung der betreffenden Wurzelstrecke hervorrufen. Liegt die Schnittfläche, durch welche die Spitze abgetragen wurde, quer, so wird die Wurzel sich einfach verlängern müssen; ist hingegen die Wunde einseitig angebracht worden, so kann die Dehnung der betreffenden Strecke nur zu einer Krümmung führen, welche ihre Convexität an der Seite hat, an welcher sich die Wunde befindet.

Damit erklärt sich wohl die unter Wasser eintretende Darwin'sche Krümmung in naturgemässer Weise.

Weniger leicht scheint es, die gewonnene Thatsache zur Erklärung der in feuchter Luft sich einstellenden Darwin'schen Hauptkrümmung heranzuziehen.

Wohl zeigen decapitirte in dunstgesättigtem Raume cultivirte Wurzeln im Vergleiche zu intact gebliebenen keine Überverlängerung, wenn nämlich bloss die Totalzuwüchse verglichen werden; nimmt man aber Rücksicht auf jene Strecke, in welcher wir die Darwin'sche Krümmung sich vollziehen sehen, wenn diese nämlich rasch und stark sich einstellt und die Krümmungszone

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sich leicht ermitteln lässt, so sieht man nach einem aus einer grossen Zahl von Beobachtungen gewonnenen Durchschnitt, dass diese Strecke bei decapitirten thatsächlich verlängert erscheint im Vergleiche zu der intact gebliebener.

So weit stimmt also das zur Erklärung der Darwin'schen Hauptkrümmung herangezogene Verhalten decapitirter unter Wasser cultivirter Wurzeln mit dem decapitirten in dunstgesättigtem Raum gehaltener überein. Während aber die ersteren nach Ausweis der plasmolytischen Prüfung in unzweideutigster Weise jene relativ geringe Verkürzung der Zone, in welcher die Darwin'sche Hauptkrümmung sich einstellt, erkennen lassen, eine Verkürzung, aus der wir die grosse Ductilität der Zellwände dieser Zone abgeleitet haben, lässt sich diese Eigenschaft an den correspondirenden Geweben der im feuchten Raume gezogenen decapitirten Wurzeln nicht mit gleicher Sicherheit ableiten. (Vergl. pag. 262.) Indess erklärt sich das abweichende Verhalten der im feuchten Raume gehaltenen gegenüber den unter Wasser cultivirten decapitirten Wurzeln durch den Umstand, dass den erstern viel, den letzteren nur wenig Wasser geboten wird. Bei einseitiger Verletzung der Wurzelspitze wird dieser Mangel an Wasser sich wohl nicht so bemerkbar machen als bei decapitirten, da die erstere von der unverletzten Seite her mit Wasser versorgt wird. Aus diesem Grunde wird man wohl nicht Anstand nehmen, wenn ich die oben zunächst mit Rücksicht auf unter Wasser cultivirten Wurzeln entwickelte Erklärung der Darwin'schen Hauptkrümmung auch auf im feuchten Raume gehaltene übertrage. Dass im feuchten Raume cultivirte decapitirte Wurzeln thatsächlich relativ arm an Wasser sind, wird im zweiten Theile dieser Abhandlung, wo die geringe Turgescenz solcher Wurzeln nachgewiesen werden wird, noch näher begründet werden.

Auf Grund meiner Wahrnehmungen über die Natur decapitirter und einseitig (an der Vegetationsspitze) verletzter Wurzeln glaube ich das Zustandekommen der Darwin'schen Hauptkrümmung folgendermassen erklären zu dürfen:

Durch einseitige Verletzung der Wurzelspitze (oder einseitige Abtragung derselben) erfährt die über der Wundstelle gelegene, noch im Wachsthum begriffene Wurzelpartie eine Veränderung, welche in einer

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

grösseren Ductilität der Zellwände dieser Partie zum Ausdrucke kömmt. Der Turgor dieser Zellen führt dahin, die Zellen dieser Partie stärker zu dehnen als dies im unverletzten Zustande der Fall gewesen wäre, wodurch eine Krümmung zu Stande kömmt, deren Convexität auf jene Seite fallen muss, auf welcher sich die Wunde befindet.

Auf welche Weise die grössere Ductilität in der decapitirten Wurzel, beziehungsweise in der über der Wundstelle befindlichen einseitig verletzten Strecke der Wurzel zu Stande kömmt, muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Dass reichliche Zufuhr von Wasser die Ductilität der Zellwände befördert, steht nach den mitgetheilten Versuchen wohl ausser Frage und desshalb verlängern sich unter Wasser gehaltene decapitirte Wurzeln so stark und desshalb tritt die Darwin'sche Krümmung unter Wasser so frühzeitig und energisch ein. Wahrscheinlich wird der ductile Charakter der genannten Gewebspartien durch den geänderten Stoffwechsel begünstigt. Was geschieht mit jenen vom Endosperm, beziehungsweise den Cotylen in der Wurzel nach abwärts geleiteten Stoffen, die unter normalen Verhältnissen der Wurzelspitze zugeführt und dort zur Neubildung von Zellen verwendet werden? Diese Substanzen werden in den decapitirten, beziehungsweise einseitig (an der Spitze) verletzten Wurzeln anderweitig verwendet und bedingen, wie man wohl annehmen darf, die geänderte physikalische Beschaffenheit der Zellmembranen jener Wurzelstrecke, in welcher wir bei einseitiger Verwundung der Wurzelspitze die Darwin'sche Krümmung sich vollziehen sehen.

Es handelt sich nun darum, die Darwin'sche Nebenkrümmung zu erklären. Dass dieselbe als eine blosse Turgordehnung und nicht als ein Wachsthumsphänomen, wie die Hauptkrümmung aufzufassen ist, geht wohl aus den oben mitgetheilten Versuchen (siehe S. 14—15) mit Klarheit hervor. Es kann also nur die Frage entstehen, welche Umstände diese locale Turgorsteigerung hervorrufen. Die Nebenkrümmung liegt, wie wir gesehen haben, über der Hauptkrümmung, etwas über der maximalen Wachsthumszone an der der Wundstelle gegenüberliegenden Seite. Nach der Wundseite hin nimmt der Turgor

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

offenbar ab. Diese Herabsetzung des Turgors wird noch begünstigt durch Ausscheidung von Flüssigkeit an der Wundstelle, worüber im zweiten Theile dieser Abhandlung noch nähere Angaben folgen werden. Diesen Verhältnissen zu Folge wird der Turgor an der Wundseite von oben nach der Wunde hin abnehmen; die Wunde wird aber auch die Turgorverhältnisse der intact gebliebenen Wurzelhälfte und zwar in der Weise beeinflussen, dass die Herabsetzung des Turgors eine desto grössere sein wird, je näher die Zellen der Wunde liegen. Demzufolge muss eine auf der der Wunde entgegengesetzten Seite gelegene Gewebsregion ein Turgormaximum aufweisen und dieses fällt aller Wahrscheinlichkeit nach an jene Stelle der wachsenden Region, in welcher wir die Darwin'sche Nebenkrümmung sich vollziehen sehen. Warum diese Zone stets über der maximalen Wachsthumszone zu liegen kömmt, konnte nicht ermittelt werden.

Die hier gegebene Erklärung scheint mir namentlich mit Rücksicht auf die durch seitlichen Anschnitt der Wurzelspitze vollzogene Verwundung berechtigt; aber auch die durch andere Verwundungsarten sich einstellenden Veränderungen in der wachsenden Region lassen ein Sinken des Turgors an den bezeichneten Stellen annehmen und widersprechen desshalb der gegebenen Erklärung nicht.

Gegen diese Erklärung der Nebenkrümmung könnte vielleicht noch zweierlei eingewendet werden; erstens, dass ein Constantbleiben des Turgors an einer bestimmten Stelle bei sinkendem Turgor der Nachbargewebe nicht zu einer convexen Krümmung der erstgenannten Stelle führen könne, und zweitens, dass die gegebene Erklärung nicht auf die unter Wasser eintretende Nebenkrümmung angewendet werden dürfe.

Was den ersten Einwand betrifft, so kann er leicht durch ein Experiment entkräftigt werden. Legt man eine Wurzel auf eine Wasserfläche, so wird sie, wie Sachs zuerst zeigte, nach oben concav, in Folge der Turgorsteigerung der das Wasser berührenden Zellen. Lege ich nun die Wurzel eines Keimlings flach auf eine zehnprocentige Salzlösung, so krümmt sich die Wurzel rasch (Wurzel von Mais und Bohne schon nach wenigen Secunden) nach abwärts, die obere Seite, welche keine Änderung des Turgors erfahren hat, wird convex.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Dass auch auf die unter Wasser wachsenden, einseitig verletzten Wurzeln die gegebene Erklärung des Zustandekommens der Nebenkrümmung angewendet werden kann, wird wohl zugegeben werden, wenn man bedenkt, dass ein turgescentes Organ, welches unter Wasser angeschnitten wird, an der Schnittfläche eine Herabminderung des Turgors erfahren muss. Unter dieser Voraussetzung kann auch für solche Wurzeln die oben geschilderte Vertheilung des Turgors angenommen werden.

Ob die hier gegebenen Erklärungen der Darwin'schen Haupt- und Nebenkrümmung richtig sind, wage ich nicht zu entscheiden. Sie ergaben sich aus den neuen, von mir aufgefundenen Thatsachen über das Wachsthum der am Vegetationspunkte verletzten Wurzeln von selbst. Neue Thatsachen werden möglicher Weise zu einer anderen Auffassung führen [1]

14. Darwin'sche Krümmung in Combination mit anderen Nutationsbewegungen.

Dass sich paratonische Nutationsbewegungen, z. B. Heliotropismus und Geotropismus in mannigfaltiger Weise combiniren können, habe ich in ausführlicher Weise bei früheren Gelegenheiten dargelegt. [2]

Ob die Darwin'sche Krümmung, welche in dieselbe Kategorie von Nutationsbewegungen zu stellen ist, mit anderen paratonischen Nutationsformen sich combiniren könne, ist von vorneherein sehr wahrscheinlich, bisher aber nicht experimentell geprüft worden.

---

[1] Meine Auffassung über Bedeutung der Thatsachen und der „Theorien" in der Pflanzenphysiologie bei dem dermaligen Zustande dieser Wissenschaft habe ich in meiner Monographie des Heliotropismus II. Theil (Denkschr. d. kais. Akad. d. Wis., Bd. 43, Sep. pag. 90) auseinandergesetzt; ich weise auf jene Auffassung nochmals hin, um auch bezüglich der vorliegenden Abhandlung es auszudrücken, dass ich grösseres Gewicht auf die neu gefundenen Thatsachen als auf die gegebenen Erklärungen lege. Gerade das Studium der vorliegenden Frage hat mich überzeugt, wie gering unser derzeitiges Erfahrungswissen auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie ist und wie weit wir davon entfernt sind, die Erscheinungen des Pflanzenlebens in zufriedenstellender Weise lösen zu können.

[2] „Die heliotropischen Erscheinungen" Denkschriften d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 39 und 43 und „Bewegungsvermögen".

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich habe zunächst geprüft, ob dieselbe mit dem Hydrotropismus in Combination zu treten vermag. Eine Maiswurzel wurde vor einer nassen Pappeplatte[1] so aufgestellt, dass nach einigen Stunden Hydrotropismus zu erwarten stand; vorher wurde aber die Wurzelspitze durch einseitigen Anschnitt verletzt. Die Wundfläche kam an eine Stelle zu liegen, welche von jener Seite, die der feuchten Fläche gegenüberlag, um 90° verwendet war. Die Wurzel bewegte sich nun weder parallel zur feuchten Fläche, noch auf kürzestem Wege gegen diese hin, sondern in schiefer Richtung gegen die nasse Platte zu; sie folgte also weder ausschliesslich der Darwin'schen, noch der hydrotropischen Krümmung, sondern liess eine Nutation erkennen, welche als eine Combination beider aufgefasst werden musste.

Dieser Versuch wurde in mehrfacher Weise modificirt; stets ergab sich das gleiche Resultat, woraus folgt, dass sich die Darwin'sche Krümmung mit der hydrotropischen Krümmung (welche indess nur ein spezieller Fall der Darwin'schen ist; siehe den Paragraph 16) combiniren kann.

Lässt man Wurzeln, deren Spitzen einseitig durch Anschnitt oder durch Höllenstein oder mittelst eines Schellacktröpfchens verletzt wurden, gleichmässig um eine horizontale Axe rotiren, so dass der Geotropismus ausgeschlossen ist, so stellt sich die Darwin'sche Krümmung früher ein, als an Wurzeln derselben Art, welche unter sonst gleichen Verhältnissen vertical aufgestellt wurden, woraus sich ergibt, dass auch Darwin'sche und geotropische Krümmung sich zu combiniren vermögen.

Als Beleg für diesen Satz theile ich folgenden Versuch mit.

Versuch Nr. 31. ***Zea Mais.*** (Cultur im feuchten Raume. Temperatur 23° C. Länge der Wurzeln 42—45 Mm. Alle Wurzeln waren durch einseitigen Anschnitt der Wurzelspitze verletzt.)

Die Wurzeln Nr. 1 bis 4 waren vertical aufgestellt, die Wurzeln Nr. 5 bis 8 drehten sich innerhalb einer Stunde einmal um eine horizontale Axe.

[1] Siehe Molisch, Untersuchungen über den Hydrotropismus, l. c. pag. 20.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eintritt der Darwin'schen Krümmung:

Ruhend aufgestellte Keimlinge		Rotirende Keimlinge	
Wurzel Nr. 1	nach 55 Min.	Wurzel Nr. 5	nach 55 Min.
2 „	65 „	6 „	45 „
3 „	75 „	7 „	65 „
4 „	85 „	8 „	50 „
Mittel.....	70 Min.	Mittel	54 Min.

Zahlreiche andere mit Mais und Erbse ausgeführte Experimente lieferten ein gleiches Ergebniss.

15. Ausgleich der Darwin'schen Krümmung.

In manchen Fällen verschwindet die Darwin'sche Hauptkrümmung, in andern nicht oder verringert sich bloss. Der erstere Fall tritt ein, wenn die Krümmung deutlich unterhalb der wachsenden Region stattfindet. Fällt sie hingegen nahezu oder vielleicht genau in die Zone stärksten Wachsthums, so erlischt das Wachsthum der betreffenden Zellen alsbald und es können offenbar jene Zustände nicht eintreten, welche den partiellen, beziehungsweise vollständigen Ausgleich der Krümmung bedingen.

Der Ausgleich der Krümmung ist keineswegs eine Phase der Darwin'schen Krümmung selbst, sondern erfolgt auf andere Weise; so viel ich beobachtet habe durch Geotropismus. Lässt man Wurzeln, welche rasch und energisch sich unterhalb der maximalen Wachsthumszone nach Verletzung der Spitze gekrümmt haben, um die horizontale Axe langsam rotiren, so wird die Krümmung nicht aufgehoben, wohl aber wenn sie ruhend in verticaler Richtung aufgestellt waren. Im letzteren Falle wurde die aus der verticalen Lage durch die Darwin'sche Krümmung herausgebrachte Wurzel durch späteren positiven Geotropismus wieder in die ursprüngliche (verticale) Lage gebracht.

16. Specielle Formen der Darwin'schen Krümmung.

Die Darwin'sche Krümmung kann, wie wir gesehen haben, auf sehr verschiedene Weise hervorgerufen werden. Der äussere Effect ist immer derselbe; zweifellos auch die Veränderungen,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

welche in der über der Wundstelle gelegenen Region die Überverlängerung hervorrufen und damit die Krümmung des Wurzelendes bedingen.

Es bleibt späteren Forschungen vorbehalten, die in der Natur vorkommenden und überhaupt die möglichen Formen der Darwin'schen Krümmungen darzulegen, wie denn überhaupt eine genaue Analyse der Wachsthumsbewegungen der Wurzeln noch fehlt.

Manche von den bekannten paratonischen Nutationen sind zweifellos auf die Darwin'sche Krümmung zurückzuführen. Nach Darwin wäre der Geotropismus der Wurzel gleich der Darwin'schen Krümmung eine von der Spitze ausgehende Reizerscheinung. Dass die letztere in diesem Sinne nicht gedeutet werden kann, ergibt sich aus dem Vorstehenden. Dass aber auch der Geotropismus kein von der Wurzelspitze ausgehendes Reizphänomen ist, wird der zweite Theil dieser Abhandlung lehren. Geotropismus und Darwin'sche Krümmung sind zwei, dem Wesen nach verschiedene Nutationsformen, was schon das äussere Bild beider Erscheinungen zu erkennen gibt. Hingegen ist von Molisch[1] gezeigt worden, dass der positive Hydrotropismus ein specieller Fall der Darwin'schen Krümmung ist, da er nur eintritt, wenn die Wurzelspitze an einer Seite von trockener, an der entgegengesetzten von feuchter Luft getroffen wird. Die einseitige Verletzung der Wurzelspitze wird hier durch Wasserverlust in ähnlicher Weise wie etwa durch eine Gummilösung oder durch eine alkoholische Schellacklösung hervorgerufen.

Nach den hier mitgetheilten Thatsachen kann aber der Hydrotropismus nicht als ein von der Wurzelspitze ausgehendes Reizphänomen gedeutet werden; vielmehr muss angenommen werden, dass die einseitige Eintrocknung oder der jedenfalls grosse Wasserverlust, welchen die Wurzelspitze an einer Seite erleidet, jene Veränderung in der darüberliegenden Partie hervorruft, welche daselbst unmittelbar zur Überverlängerung und damit zur Krümmung des wachsenden Wurzelendes nach der feuchten Fläche hin führt.

---

[1] L. c. p. 31—34.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die für die Darwin'sche Krümmung charakteristische Nebenkrümmung findet sich auch an hydrotropischen Wurzeln vor, ist auch bereits von Molisch, ohne dass ihm damals die Darwin'sche Nebenkrümmung bekannt gewesen wäre, aufgefunden, und als ein auf localer Turgorsteigerung beruhendes Phänomen gedeutet worden. Diese Nebenkrümmung liegt an hydrotropisch gekrümmten Wurzeln gleichfalls über der maximalen Wachsthumszone, wo sie auch an Wurzeln, welche die typischen Formen der Darwin'schen Krümmung zeigen, zu finden ist.

Zweiter Theil.

Geotropismus der Wurzeln.

1.

Bis zum Erscheinen des Darwin'schen Buches über das Bewegungsvermögen wurde bezüglich des Geotropismus der Wurzeln allgemein angenommen, dass die Schwerkraft dort angreife, wo wir den Effect erblicken, also in der wachsenden Region der Wurzel. Diese Anschauung erwies sich als so selbstverständlich, dass dieselbe gar nicht besonders betont oder überhaupt in Form eines Satzes ausgesprochen wurde. [1]

Mit dem Bekanntwerden des genannten Werkes ging ein grosser Theil der Pflanzenphysiologen von der bis dahin herrschend gewesenen Anschauung ab. Während die Einen an der älteren Ansicht festhielten, ergriffen Andere für Darwin's Hypothese Partei, ja man ging in neuester Zeit so weit, die Reizbarkeit der Wurzelspitze, durch welche, wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, u. a. auch der Geotropismus der Wurzeln bedingt werden soll, geradezu als eine Thatsache anzusprechen. [2]

Der Zustand, in welchen Darwin's Reizlehre die Physiologie brachte, wird durch folgende Vorkommnisse illustrirt.

---

[1] Vgl. Darwin, l. c. p. 468.

[2] Siehe biol. Centralblatt, Bd. III, (1883), p. 498, wo es ausdrücklich heisst: „Nun hat Darwin festgestellt, dass die Wurzel die Eigenschaft besitzt, auf leichte chemische oder mechanische Insulte, die die Wurzelspitze treffen, mit einer Krümmung in der wachsenden Region zu antworten."

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Während Pfeffer[1] die von Darwin präcisirte Auffassung sofort acceptirte, wies Sachs[2] dieselbe auf das Entschiedenste zurück. Aber weder Pfeffer, noch Sachs prüften die von Darwin zur Begründung seiner Hypothese beigebrachten Argumente.

Ich war der Erste, welcher auf die Frage einging und durch besonders angestellte Untersuchungen und auf Grund anderweitiger Erfahrungen die Berechtigung der neuen Lehre zu prüfen unternahm. Die Wichtigkeit dieser Prüfung wird jeder Sachverständige zugeben. Würde sich diese neue Lehre als begründet erweisen, so müsste das Studium der Nutationsbewegungen eine fast vollständige Umgestaltung erfahren, wäre sie unbegründet, so brächte ihre Aufnahme und Ausbreitung der Entwicklung eines wichtigen Theiles unserer Wissenschaft ernstliche Gefahr. Ursache genug, die Fundamente der neuen Hypothese auf das Gründlichste zu untersuchen.

In meinem im Herbste 1881 erschienenen Buche über das Bewegungsvermögen der Pflanzen suchte ich den Nachweis zu liefern, dass eine ihres Vegetationspunktes beraubte Wurzel doch vor allem als ein verletztes Organ zu betrachten sei. Ein solches könnte eine verminderte Reactionsfähigkeit gegenüber äusseren Einflüssen, also auch bezüglich seiner geotropischen Empfindlichkeit zeigen, es könnte in Folge der Schädigung[3] Eigenthümlichkeiten darbieten, welche die geschwächte oder verloren gegangene Reactionsfähigkeit zu erklären vermöchten.

Dies ist offenbar die erste Frage, welche man sich stellen muss, wenn man aus dem Verhalten einer geköpften Wurzel eine neue weittragende Theorie ableiten will.

Diese Frage hat sich Darwin ernstlich gar nicht gestellt. Er sagte, eine Wurzel, welche ihres Vegetationspunktes beraubt wurde, wächst ebenso wie eine nicht decapitirte, also ist sie normal geblieben. Prüfen wir diese Voraussetzung. Darwin hat über das Wachsthum decapitirter Wurzeln gar keine messenden Versuche angestellt und nach dem Augenschein geurtheilt:

---

[1] Pflanzenphysiologie, Bd. II (1881) p. 328.

[2] Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882 p. 843.

[3] L. c. p. 209.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ihm schienen die decapitirten Wurzeln ebenso zu wachsen, als die intact gebliebenen. Zur Begründung seiner Behauptung beruft er sich, wie wir gesehen haben, bloss auf eine Beobachtung von Sachs[1], welche aber nur den Vergleich zweier Wurzeln, einer intacten und einer decapitirten in sich schloss. Welche umfassenden Untersuchungen aber nothwendig sind, um den Einfluss beurtheilen zu können, den die Beseitigung der Vegetationsspitze auf das Wachsthum der verletzten Wurzel ausübt, ist im ersten Theile dieser Abhandlung gezeigt worden. Wir haben gesehen, dass die in feuchter Luft wachsenden decapitirten Wurzeln weniger wachsen als intacte, was ich schon im „Bewegungsvermögen" auf Grund zahlreicher Messungen constatirte; es wurde die Thatsache constatirt, dass unter Wasser cultivirte Wurzeln im decapitirten Zustande stärker als intacte wachsen. Die Decapitation beeinflusst also das Wachsthum, und somit trifft die von Darwin gemachte Voraussetzung nicht zu. Es wird sich später herausstellen, dass decapitirte Wurzeln auch noch in anderen wesentlichen Eigenschaften von normalen abweichen.

Die Reizhypothese Darwin's leidet aber noch an innerer Unwahrscheinlichkeit. Sie setzt voraus, dass die Vegetationsspitze reizbar sei. Nun besteht diese aus einem Meristem und wir kennen gar kein Meristem, welches reizbar wäre, vielmehr sind alle bisher bekannten reizbaren Gewebe Dauergewebe. Dass der geotropische Reiz von der Spitze der Wurzel aufgenommen wird, ist eine unerwiesene Behauptung; ist aber die Aufnahme des Reizes unerwiesen, so kann von einer Weiterleitung nicht die Rede sein, es wäre denn, man könnte die Weiterleitung durch Unterbrechung experimentell erweisen und auf die Aufnahme zurückschliessen. Derartige Versuche sind aber von Darwin nicht ausgeführt worden.

Aber auch folgende Thatsache spricht gegen die Berechtigung der genannten Reizhypothese. Die Analogie zwischen positivem und negativem Geotropismus liegt auf der Hand. Während aber Darwin den positiven Geotropismus von der Vegetations-

---

[1] Siehe oben p. 259.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

spitze der Wurzel ausgehen lässt, wird die analoge Annahme bezüglich der negativ geotropischen Organe nicht gemacht. Für letztere wird zugegeben, dass die Schwerkraft nicht an der Vegetationsspitze, sondern in der wachsenden Region angreift. Diesen wunden Punkt der Darwin'schen Lehre habe ich schon früher[1] hervorgehoben, und später hat Sachs[2] dasselbe Argument gegen dieselbe geltend gemacht.

Man sieht also, wie leicht sich Darwin und seine Anhänger[3] ihre Aufgabe bei Aufstellung der genannten Hypothese gemacht haben und auf wie schwachen Füssen diese Theorie, welche sich sogar bis zur Parallelisirung der Wurzelspitze mit dem Gehirn der Thiere verstieg, steht.

Im „Bewegungsvermögen" habe ich die Herabsetzung der Wachsthumsfähigheit decapitirter Wurzeln zur Erklärung der verminderten geotropischen Empfindlichkeit herangezogen. Durch eine grosse Zahl von Beobachtungen über Heliotropismus und Geotropismus gelangte ich zu dem Resultate, dass die Organe gegen Licht und Schwere desto reactionsfähiger sind, je grösser ihre Wachsthumsfähigkeit sich gestaltet. Hauptwurzeln sind stärker geotropisch als Nebenwurzeln; erstere aber auch wachsthumsfähiger als letztere. Hauptsprosse sind gegen Licht und Schwere empfindlicher als Nebensprosse; diese aber weniger wachsthumsfähig als jene u. s. w. Diese und ähnliche Thatsachen haben mich veranlasst, die Wachsthumsfähigkeit decapitirter Wurzeln im Vergleiche zu deren geotropischer Reactionsfähigkeit zu prüfen. Ich fand, dass Wurzeln, von welchen 1 Mm. abgetragen wurde, noch etwas geotropisch empfindlich sind und zwar desto erkennbarer, je weniger sie im Wachsthum zurückblieben, dass aber stärker decapitirte Wurzeln gar keine Spur von Geotropismus mehr aufweisen.

Aber selbst nur wenig (in einer Strecke von 1 Mm.) decapitirte Wurzeln können bei horizontaler Aufstellung die Fähigkeit

---

[1] Bewegungsvermögen. p. 106.

[2] Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 843.

[3] Auf all' die Schriften einzugehen, welche sich für die Darwin'sche Reizhypothese aussprachen, verbietet der Raum; es wäre ein solches Vorgehen auch unnöthig, da die für Darwin und gegen meine Auffassung vorgebrachten Argumente im Nachfolgenden erschöpfend vorgetragen sind.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sich geotropisch abwärts zu krümmen, verloren haben, wenn auch deren Wachsthumsfähigkeit noch eine erhebliche ist. So habe ich[1] gezeigt, dass decapitirte Wurzeln von Mais, welche in 24 Stunden noch um 34 Procent, und derlei Wurzeln von Faba, welche in der gleichen Zeit sogar um 45—48 Procent wuchsen, bei horizontaler Aufstellung gar keine Spur von Geotropismus mehr zu erkennen geben.

Es sinkt also der Geotropismus decapitirter Wurzeln in viel rascherem Verhältnisse als die Wachsthumsfähigkeit; dies geht wohl mit Klarheit aus meinen Beobachtungen hervor; dennoch haben einige Anhänger der Darwin'schen Hypothese, wie ich später genauer hervorheben werde, gesagt, ich hätte eine directe Proportionalität zwischen Wurzelwachsthum und Geotropismus behauptet.

Dass eine verwickelte Relation zwischen beiden besteht, haben die oben mitgetheilten Versuche über den ductilen Charakter bestimmter Partieen wachsender Wurzelenden gezeigt. Durch die gesteigerte Ductilität dieser Wurzelstrecke wird abnorme Verlängerung eines Theiles der wachsenden Region decapitirter Wurzeln hervorgerufen, welche unter Umständen (bei Cultur der Wurzeln unter Wasser) sogar eine — freilich nur pathologische — Überverlängerung, im Vergleiche zu intact gebliebenen Wurzeln zur Folge hat.

Bald nach dem Erscheinen meines Buches veröffentlichte Detlefsen[2] eine Arbeit, in welcher unter anderem auch die Frage der geotropischen Reizbarkeit der Wurzelspitze einer experimentellen Prüfung unterzogen wurde. Mein Buch war dem Autor erst nach der Beendigung seiner Untersuchung bekannt geworden. Seine Resultate stimmen in den wesentlichsten Punkten mit meinen überein. Er findet nämlich, dass decapitirte Wurzeln häufig noch — freilich im geringen Grade — geotropisch sind, und schliesst daraus, dass der Geotropismus nicht von der Wurzelspitze ausgehen könne. Auf eine Erklärung des geschwächten oder aufgehobenen Geotropismus decapitirter Wurzeln hat

---

[1] L. c. p. 102 und 104.

[2] L. c. p. 643—644.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sich Detlefsen nicht eingelassen, sondern das abweichende Verhalten als eine Folge der Verletzung der Wurzelspitze hingestellt.

Eine ausführliche Schrift widmete O. Kirchner[1] unserem Gegenstande. Er beobachtete an zahlreichen decapitirten Wurzeln noch schwachen Geotropismus. In einzelnen Versuchsreihen wurde bis zu 50 Procent der decapitirten Wurzeln schwach geotropisch gefunden. Demnach sollte man vermuthen, dass Kirchner sich gegen die Reizhypothese wenden müsste. Allein er nimmt sie geradezu unbedingt an und erklärt (l. c. p. 30), dass gar kein Ausweg übrig bleibe, als die Darwin'sche Erklärung zu acceptiren.[2] Mit welchen Argumenten dies geschieht, wird sich gleich zeigen. Vor allem bestreitet er die von mir aufgefundene Retardation des Längenwachsthums decapitirter, in feuchten Medien cultivirter Wurzeln, ein Streitpunkt, welcher bereits oben (p. 238—243) seine Erledigung gefunden hat. Sodann versucht er zu zeigen, „dass zwischen dem Grade der geotropischen Krümmung und der Wachsthumsfähigkeit der Wurzeln gar kein Zusammenhang bestehe“[2], widerlegt somit einen Satz, welcher in dieser Form von mir nicht aufgestellt wurde. Ich behaupte ja nur, dass durch die Verletzung die Wachsthumsfähigkeit herabgesetzt, der Geotropismus verringert oder — selbst bei noch sehr beträchtlichem Zuwachse — vollständig ausgelöscht wird. Dies schliesst aber, wie ich oben bereits hervorhob, von selbst das Vorhandensein einer strengen Proportionalität zwischen Wachsthumsfähigkeit und dem Grade des Geotropismus aus. Eine Untersuchung über die durch die Amputation in der verletzten Wurzel hervorgerufenen Veränderungen wurde von Kirchner nicht angestellt; auch er hält die decapitirte Wurzel für normal, weil sie — wie er aus seinen Versuchen abnimmt — so weiter wächst, als wäre ihr Vegetationspunkt nicht abgetragen worden.

Da sich nun nach seiner Ansicht der Geotropismus aus der verminderten Wachsthumsfähigkeit nicht ableiten lasse, so bleibt,

---

[1] Über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Einwirkung der Schwerkraft. Programm der kön. Landw. Akademie zu Hohenheim. Stuttgart 1882.

[2] L. c. p. 31.

[3] L. c. p. 24.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie der Autor meint, nichts Anderes übrig, als die Darwin'sche Ansicht anzunehmen, und er geht nun sofort daran, die beim Zustandekommen des Geotropismus der Wurzelspitze zufallende Rolle zu erforschen.

„In dieser Hinsicht", sagt der Verfasser, „lassen sich von vornherein drei Möglichkeiten denken: entweder die Wurzelspitze wirkt direct mechanisch dadurch, dass sie durch ihr Gewicht einen Zug auf die rückwärts liegende wachsende Region ausübt, oder sie veranlasst durch den Stoffverbrauch in der Vegetationsspitze einen nach ihr hin gerichteten Strom von Stoffen, die auf ihrem Wege durch die Gravitation beeinflusst, an den antagonistischen Seiten einer horizontal gelegten Wurzel Wachsthumsverschiedenheiten hervorrufen; oder endlich man nimmt einen in seinen Einzelnmomenten nicht weiter definirbaren Einfluss der Wurzelspitze an, den wir Übertragung des durch die Gravitation empfangenen Reizes nennen wollen". [1]

Die erste Möglichkeit ist bekanntlich von Hofmeister zur Erklärung des Geotropismus herangezogen, aber später als unhaltbar erwiesen worden. Kirchner schliesst dieselbe auch aus, dessgleichen die zweite, welche thatsächlich auch nichts Greifbares enthält, was sich zu Gunsten der Darwin'schen Hypothese anführen liesse und erklärt, dass nun nichts Anderes übrig bleibe, als die Darwin'sche Erklärung anzunehmen.

Es erübrigt noch anzuführen, wie sich Kirchner den schwachen Geotropismus ihrer Spitze beraubter Wurzeln erklärt. In jenen Fällen, in welchen die decapitirte Wurzel sich noch nach abwärts krümmt, ist „ohne Zweifel ein mehr oder minder grosser Complex empfindlichen Gewebes an der Spitze erhalten geblieben" [2], welcher den geotropischen Reiz aufnimmt, weiterleitet und dadurch in der wachsenden Region jene Zustände hervorruft, welche die Abwärtskrümmung zur Folge haben müssen. Selbstverständlich ist diese Erklärung nichts weiter als eine Consequenz, welche sich aus der Annahme der Reizhypothese ergibt

---

[1] L. c. p. 3

[2] L. c. p. 49.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich komme nun zur Besprechung der schon im ersten Theile dieser Abhandlung berührten Arbeit Krabbe's.[1] Diese Schrift enthält gar keine einzige irgendwie durch Anführung directer Beobachtungen begründete Thatsache, sondern bloss unerwiesene Behauptungen und kritische Bemerkungen, welche sich gegen alle richten, welche bis dahin die Frage über die Function der Wurzelspitze durch Untersuchungen zu fördern suchten, gegen Darwin, mich, Detlefsen und Kirchner.

Darwin's Reizhypothese wird acceptirt, doch ohne Beantwortung der Vorfrage, ob die Schwächung oder der Nichteintritt des Geotropismus bei geköpften Wurzeln nicht Folge der beigebrachten Verletzung sei. Dagegen wird gegen Darwin der Vorwurf erhoben, dass er sich die in Bezug auf das Problem „wichtigste Frage" nicht gestellt habe, und diese laute: „Wie gross ist der empfindliche Theil der Wurzel?" Krabbe übersieht dabei, dass diese Frage die Richtigkeit der Darwin'schen Reizhypothese zur Voraussetzung hat und dass, so lange die Hypothese unerwiesen ist, die Frage eigentlich lautet: „Wie viel lässt sich von der Vegetationsspitze unbeschadet ihres Geotropismus abtragen?" Ich habe nun schon früher[2] gezeigt, dass Wurzeln, von welchen man die Spitze in einer Strecke von zwei Mm. abträgt, bei Horizontalstellung sich nicht selten gar nicht mehr als geotropisch erweisen; solche Wurzeln lassen aber die starke Schädigung, wie ich an derselben Stelle bewies, auch schon an ihrer stark verminderten Wachsthumsfähigkeit erkennen. Übrigens lässt sich der Grad der Schädigung, welcher das vollkommene Erlöschen des Geotropismus zur Folge hat, gar nicht allgemein bestimmten, nicht einmal für eine Species, da, abgesehen von dem abweichenden Verhalten verschiedener Varietäten, die Individualität der verwendeten Keimlinge, Entwicklungszustand der Wurzel und äusseren Bedingungen, den Grad des Geotropismus der durch die Abtragung der Spitze verletzten Wurzeln in der mannigfaltigsten Weise zu beeinflussen vermögen.

---

[1] Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze. Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. I (1883) 226 ffd.

[2] Bewegungsvermögen p. 104.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über alle diese Verhältnisse ist in Krabbe's Schrift nichts enthalten, es wurden nur, ohne Angabe begründender Daten, folgende Sätze aufgestellt: „Der empfindliche oder reizbare Theil der Wurzelspitze überschreitet niemals die Länge von 2 Mm. Innerhalb dieser Länge ist die Grösse des reizbaren Gewebes variabel".

Gegen mich wird erstens eingewendet, dass die Retardation des Längenwachsthums decapitirter Wurzeln nie so gross ausfällt, als von mir angegeben wurde, und dass die Herabsetzung des Längenwachsthums ausser Beziehung zum Geotropismus stehe. Beide Einwände wurden bereits oben entkräftigt. Wenn Krabbe (pag. 230) sagt, dass eine decapitirte Wurzel, welche, wie ich angab, noch um mehr als 30 Procent wuchs, sich noch hätte geotropisch krümmen können, was, wie er meint, aus meiner Auffassung hervorgehe; so liegt doch auf der Hand, dass er meinem Gedankengange gar nicht folgte und mir eine Auffassung unterschob, die ich gar nicht geäussert habe. Ich sage ja, dass Wurzeln (innerhalb 24 Stunden) um 30 Procent und selbst noch um mehr (siehe oben pag. 279) wachsen können, ohne geotropisch zu werden, woraus sich ja von selbst ergibt, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit gar nicht in dem Verhältnisse sinkt, wie die Wachsthumsfähigkeit, erstere nämlich viel früher als letztere erlischt. [1]

---

[1] Krabbe nahm auch (l. c. p. 230), um mich gewissermassen durch meine eigenen Beobachtungen zu widerlegen, eine Umrechnung meiner Daten vor, welche ganz unerlaubt ist, indem er nämlich von der Voraussetzung ausging, ich hätte die Zuwächse der einzelnen Wurzeln auf deren jeweilige Anfangslänge bezogen, was an keiner Stelle meines Buches gesagt ist. Wohl sind die Anfangslängen jeder Wurzel, mit welcher experimentirt wurde, angegeben, um die individuellen Schwankungen der im Versuche verwendeten Wurzeln anzumerken. Jede der Wurzeln war in Abständen von Mm. zu Mm. markirt, was l. c. p. 101 ein für allemal ausdrücklich hervorgehoben wurde, und musste lehren, dass die wachsende Strecke der einer und derselben Versuchsreihe angehörigen Wurzeln nahezu die gleiche sei, weshalb zur procentischen Berechnung entweder eine bestimmte Einheit gewählt, oder auf die jeweilige wachsende Strecke bezogen werden musste. Da letzteres zu umständlich ist, wurde als Einheit für die procentische Berechnung die mittlere Anfangslänge der Wurzeln einer Reihe gewählt, und so waren die erhaltenen Procentwerthe — mit Rücksicht auf die geringe

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gegen Detlefsen bemerkt Krabbe Folgendes. Ersterer hat unter anderem eine mit 12 decapitirten Eichenwurzeln angestellte Versuchsreihe mitgetheilt, welche ergab, dass sich sechs Wurzeln (50 Procent) nach abwärts, vier seitwärts krümmten, eine nach oben sich wandte und eine gerade blieb.

Krabbe meint nun, aus einer solchen Versuchsreihe liesse sich kein Schluss auf den Geotropismus der Wurzeln ziehen. Merkwürdigerweise liest man aber bald darauf folgenden gegen Kirchner gerichteten Satz: „Auf pag. 10 wurden zwei mit decapitirten Wurzeln angestellte Versuchsreihen mitgetheilt, von denen die eine $36^1/_3$ Procent, die andere sogar 50·8 Procent geotropisch gekrümmte Wurzeln aufweist. Es ist nun geradezu überraschend, wenn Kirchner sich schliesslich auf Grund dieser und ähnlicher Experimente der Darwin'schen Ansicht anschliesst."

Kirchner operirte in den genannten Versuchsreihen auch nur mit 12, beziehungsweise gar nur mit 10 Keimlingen, und wenn er auch nicht angibt, nach welchen Richtungen die nicht nach abwärts gekehrten Wurzeln sich gewendet haben, so kann man doch annehmen — und jeder, der die höchst verschiedenen Krümmungen decapitirter Wurzeln gesehen hat, wird beistimmen, — dass diese Wurzeln sich nicht anders als in Detlefsen's Versuche gekrümmt haben werden. Nun gibt Krabbe dem gleichen Versuchsergebniss eine diametral entgegengesetzte Bedeutung: Detlefsen's Versuch bewiese nichts gegen Darwin, Kirchner's Experiment aber spreche so sehr gegen Darwin, dass der von Kirchner gezogene gegentheilige Schluss geradezu überraschend sei.

Sonst enthält Krabbe's Arbeit bloss noch die gleichfalls unerwiesene Behauptung, dass nicht nur das Meristem der

---

Feinheit der Versuchsanstellung — ganz gut vergleichbar. Man hätte zum Vergleiche der Zuwächse der decapitirten und intacten Wurzeln irgend welche andere Einheit wählen können und hätte gleichfalls gut vergleichbare Resultate erhalten. Das aber wäre ein grober Fehler gewesen, wenn der procentischen Berechnung der Zuwächse, wie mir dies Krabbe ohne jeden Grund zumuthet, die jeweilige Anfangslänge der einzelnen Wurzeln, in welcher sich ja eine veränderliche, ausgewachsene Wurzelstrecke befindet, zu Grunde gelegt worden wäre.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wurzelspitze, sondern auch noch ein Theil des angrenzenden Dauergewebes reizbar sei.

Krabbe's Schrift darf wohl nicht den Anspruch auf ernstliche Berücksichtigung erheben. Wenn dieselbe hier kritisch beleuchtet wurde, so lag der Grund hiefür bloss in dem Umstande, dass dieselbe in einem hervorragenden Organ veröffentlicht wurde, und die Nichtbeachtung der vom Autor vorgebrachten Behauptungen seitens jener Leser, welche der Sache ferner stehen, leicht zu Missverständnissen Veranlassung geben könnte.

2.

Die von mir unternommene neuerliche Untersuchung über die angebliche Reizbarkeit der Wurzelspitze hat erstlich den Zweck, zu prüfen, ob die Decapitation der Wurzel eine Verletzung ist, welche Veränderungen in den Geweben dieser Organe hervorruft, die den Geotropismus verringern oder aufheben müssen. Sodann soll die Unsicherheit, welche in Bezug auf das, was bei decapitirten Wurzeln als Geotropismus gedeutet wurde, beseitigt werden. Sowohl Darwin als alle späteren Beobachter, welche über die Bedeutung der Wurzelspitze beim Geotropismus arbeiteten, haben aus der Abwärtskrümmung einer decapitirten horizontal gelegten Wurzel gleich auf den Geotropismus derselben geschlossen. Auch ich kann mich nicht von diesem Fehler freisprechen. Die Sache liegt so: Wenn eine horizontal gelegte, decapitirte Wurzel sich nach abwärts krümmt, so bedeutet diese Bewegung möglicherweise, dass sie geotropisch ist; mit Sicherheit kann aus diesen Beobachtungen auf den Geotropismus nicht geschlossen werden, denn die decapitirten Wurzeln machen, wie Sachs zuerst zeigte, und wie jeder aufmerksame Beobachter leicht finden wird, die verschiedenartigsten Krümmungen. Wenn man nun weiter findet, dass eine relativ grosse Zahl der decapitirten Wurzeln sich nach abwärts krümmt, so wird man mit mehr oder minder grosser Wahrscheinlichkeit diese Krümmung als eine geotropische bezeichnen können.

Da es sich mir nun um eine möglichst vollständige und sichere Lösung der obschwebenden Frage handelt, so will ich mich mit der bisher angewendeten Methode nicht begnügen,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sondern zur Prüfung decapitirter Wurzeln auf Geotropismus jenes Experiment anwenden, das gewiss ohne Widerspruch als beweisend angesehen werden wird — den Knight'schen Versuch.

3. Die Eigenschaften decapitirter Wurzeln.

a) Ductilität der Zellwände.

Schon im ersten Theile dieser Abhandlung sind die Verschiedenheiten, welche zwischen der Wachsthumsfähigkeit decapitirter und intacter Wurzeln bestehen, eingehend geschildert worden. Es zeigt sich, dass die Totalzuwächse der ersteren geringer sind, als die der letzteren, wenn sie sich im feuchten Raume entwickelten; dass hingegen dieses Verhältniss sich umkehrt, wenn beide unter Wasser cultivirt werden.

Es wurde ferner ein abnormes Verhalten der decapitirten Wurzeln nachgewiesen, welches an den unter Wasser cultivirten mit grosser Schärfe hervortritt: die grosse Ductilität der Zellwände jener Gewebspartien der Wurzeln, welche über der abgetragenen Spitze sich befinden, und in welchen, wie wir gesehen haben, die Darwin'sche Krümmung sich vollzieht. Auch die im feuchten Raume cultivirten decapitirten Wurzeln zeigen wahrscheinlich das gleiche Verhalten; doch tritt dasselbe, falls es factisch vorkäme, wie die Endergebnisse grosser Versuchsreihen mit einiger Sicherheit annehmen lassen, nicht mit solcher Deutlichkeit wie bei den unter Wasser cultivirten Wurzeln auf. Der ductile Charakter der Zellwände nimmt in der Richtung von der Wurzelspitze nach oben continuirlich ab; doch lässt sich, allerdings nur durch indirecte Versuche, zeigen, dass er, namentlich längere Zeit nach erfolgter Decapitation, nahezu bis in die maximale Wachsthumszone reicht, denn schwach decapitirte und später (in der Meristemregion) einseitig verletzte Wurzeln vollziehen die Darwin'sche Krümmung nahezu in der Zone des stärksten Wachsthums, und auch bei sehr langsamem Eintritt der Darwin'schen Krümmung fällt diese nahezu oder möglicherweise sogar genau mit der maximalen Wachsthumszone zusammen. Die Zellwände decapitirter Wurzeln sind mithin ductiler als die intacter, sie setzen dem Turgor einen geringeren Widerstand entgegen, als die stark elastischen Zellen der intacten Wurzeln. Nun lässt sich zeigen, dass mit der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zunahme der Ductilität der Zellwände einer Wurzel deren geotropische Krümmungsfähigkeit abnimmt. Dies lehren unter Wasser cultivirte Wurzeln. Dieselben erweisen sich bei flüchtiger Betrachtung als nicht geotrop. Bei genauer Prüfung zeigt sich aber folgendes, bisher nicht bekannt gewesenes Verhalten. Eine unter Wasser tauchende Wurzel krümmt sich stets schwach geotropisch, gewöhnlich später als eine in feuchter Luft oder einem feuchten Medium befindliche. Die Krümmung setzt sich aber nur wenig fort, wird bald ausgeglichen und geht aus Gründen, auf die ich nicht näher eingehe, meist in die entgegengesetzte über, während die in feuchten Medien wachsenden, ihre Krümmung bis zur Erreichung der verticalen Lage fortsetzen.

Werden decapitirte Wurzeln unter Wasser schief oder selbst horizontal aufgestellt, so geben sie keine Spur von Geotropismus zu erkennen, während Wurzeln der gleichen Art, im feuchten Raum cultivirt, häufig eine wenn auch nur schwache geotropische Krümmung erkennen lassen.

Die mitgetheilten, auf zahlreiche Versuche gestützten Erfahrungen lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Steigerung der Ductilität der Zellwände setzt den Geotropismus der betreffenden Wurzeln herab. Da nun decapitirte Wurzeln ductiler sind als intacte, so ist in diesem Verhalten ein Moment zu suchen, welches, wie wir sehen werden, im Vereine mit anderen, den verminderten Geotropismus solcher Wurzeln begründet.

b) Herabsetzung des Turgor:

Wird eine Wurzel decapitirt und im feuchten Raume aufgestellt, so büsst sie, wie leicht einzusehen, sofort einen Theil ihres Turgor ein, wie jedes andere turgescente Organ, wenn dasselbe durchschnitten wird.

Bleibt der mit einer decapitirten Wurzel versehene Keimling im feuchten Raume stehen, so lässt sich ein neuerliches Sinken des Turgor an dem Austritte eines Flüssigkeitstropfens, welcher an der Wundstelle sich bildet, constatiren. Dass dieser Flüssigkeitsaustritt ein Sinken des Turgor zur Folge haben müsse, ergibt sich daraus, dass decapitirte Wurzeln, welche man am Wurzelhalse von den übrigen Keimtheilen trennt und so die Zu-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

fuhr des Wassers abschneidet, dennoch im dunstgesättigten Raume die genannte Ausscheidung manchmal noch sehr deutlich erkennen lassen. Der Flüssigkeitstropfen erscheint gewöhnlich 2—3 Stunden nach der Decapitation und verschwindet nach einiger Zeit. Ein neuerlicher Flüssigkeitsaustritt stellt sich nicht mehr ein, woraus wohl auch zu entnehmen ist, dass der anfängliche Austritt des Wassers nicht etwa auf eine Steigerung des Turgor der decapitirten Wurzel, sondern auf einen Wasserverlust zu stellen ist.

Cultivirt man die betreffenden Keimlinge nicht im dunstgesättigten Raume, so verdunstet das aus der Schnittwunde austretende Wasser ganz oder doch so stark, dass die Ausscheidung direct nicht wahrgenommen werden kann.

Es ist wohl von vornherein schon klar, dass die Herabsetzung des Turgor eine Verminderung des Geotropismus zur Folge haben müsse. Indess schien es mir doch nöthig, dies durch besondere Versuche, speciell für Wurzeln, zu constatiren.

Die Versuche wurden in zweierlei Weise ausgeführt, indem die Herabsetzung des Turgor entweder durch Welkenlassen der Wurzeln oder dadurch bewerkstelligt wurde, dass die Wurzeln in verdünnte Kochsalzlösungen getaucht wurden.

Versuch Nr. 32. ***Pisum sativum.*** (Aus einer grösseren Aussaat wurden 24 möglichst gleiche Keimlinge ausgewählt und in Partien zu sechs getheilt. Eine Partie (*A*) wurde sofort in den dunstgesättigten Raum gebracht, die zweite (*B*) nachdem die Keimlinge durch 5 Minuten an der Luft welkten, die dritte Partie (*C*) wurde durch 10, die vierte (*D*) durch 30 Minuten welken gelassen. Alle Keimlinge wurden im feuchten Raume so befestigt, dass die Wurzeln horizontal zu liegen kamen. Temperatur = 19·5—21° C. Beginn des Versuches um $9^h\ 50^m$.)

Es waren geotropisch:

	von *A*	von *B*	von *C*	von *D*
um $12^h\ 20^m$	2	.	.	.
„ $1^h\ 20^m$	3	2	.	.
„ $2^h\ 20^m$	6	3	1	.
„ $2^h\ 40^m$	.	4	2	.
„ 3^h —	.	6	.	.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

	von *A*	von *B*	von *C*	von *D*
um $3^h\ 50^m$.....	.	.	.	2
„ $4^h\ 30^m$.....	.	.	4	3
„ $7^h\ 20^m$.....	.	.	6	4

Die zwei übrigen krümmten sich nicht mehr.

Die Wurzeln dieser vier Gruppen wurden auf ihren Zuwachs geprüft, indem nachgesehen wurde, welche Längenzunahme die wachsende Region — dieselbe wurde = 10 Mm. angenommen — innerhalb 24 Stunden erfuhr. Im Durchschnitt betrug der Zuwachs bei *A* 14, bei *B* 12, bei *C* 6, bei *D* 4 Mm., woraus auch ersichtlich ist, dass mit der Abnahme der Wachsthumsfähigkeit auch der Geotropismus abnimmt, letzterer aber in viel rascherer Progression als erstere. (Vgl. oben p. 279.)

Versuch Nr. 33. *Zea Mais.*

a) Fünf Keimlinge wurden durch Eintauchen der Wurzeln (während 15 Minuten) auf erhöhten Turgor gebracht, sodann im dunstgesättigten Raume horizontal befestigt. Nach 145 Minuten war eine, nach 170 Minuten waren drei, nach 200 Minuten waren alle Wurzeln geotropisch geworden.

b) Wie in *a*; nur wurden die turgescenten Keimlinge durch 10 Minuten welken gelassen. Nach 225 Minuten war eine, nach 255 Minuten waren vier, nach 280 Minuten alle fünf Wurzeln geotropisch geworden.

c) Wie in *a*; nur wurden die turgescenten Keimlinge durch 40 Minuten welken gelassen.

Es krümmte sich nur eine einzige Wurzel geotropisch und zwar nach 360 Minuten.

Nebenher angestellte Versuche ergaben, dass die Wurzeln auch am Ende des Versuches einen desto geringeren Wassergehalt hatten, je später sie sich geotropisch krümmten.

Versuch Nr. 34. *Pisum sativum.*

Neun gleich aussehende Keimlinge wurden aus dem Keimbett (feuchtes Sägemehl) genommen, und durch eine Stunde dem Welken überlassen. Im feuchten Raume horizontal gestellt,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

krümmten sich nur zwei geotropisch; aber alle wuchsen noch beträchtlich, wenn auch schwächer als ungewelkte Wurzeln. Dieser Versuch lehrt u. a., dass welkende Wurzeln sowohl bezüglich ihrer Wachsthumsfähigkeit als ihrer geotropischen Empfindlichkeit sich so wie decapitirte Wurzeln verhalten.

Aus diesen und zahlreichen anderen Versuchen ergibt sich, dass Wurzeln, deren Turgor durch Welken herabgesetzt wurde, ihre geotropische Empfindlichkeit vermindern oder gänzlich verlieren. Da nun in Folge der Decapitation der Turgor der verletzten Gewebe sinkt, so wird man auch in diesem Umstande eine der Ursachen zu suchen haben, welche den verringerten Geotropismus solcher Wurzeln bedingen.

In anderen Versuchsreihen wurde der Turgor der Wurzeln durch verdünnte Kochsalzlösungen herabgesetzt. In Lösungen, welche noch Wachsthum zuliessen, stellten sich auch geotropische Krümmungen ein. Es wurden Kochsalzlösungen von 1, 1·5, 2, 2·5, 3 und 3·5 Procent angewendet. In zwei- und höherprocentigen Lösungen stellte sich weder Wachsthum noch Geotropismus ein; wohl in den weniger concentrirten.

Stets trat die geotropische Krümmung in den schwachprocentigen Lösungen beträchtlich später als im Wasser oder in feuchter Luft ein; desgleichen stellte sich eine Verspätung und Verminderung des Geotropismus ein, wenn die Wurzeln durch Salzlösungen (schwach) plasmolytisch gemacht und dann im feuchten Raume aufgestellt wurden.

Immerhin können diese Versuche als Bestätigung des oben ausgesprochenen Satzes gelten, dass durch Herabsetzung des Turgor die geotropische Empfindlichkeit vermindert, ja vernichtet werden kann.

Diese Experimente wurden nicht so weit fortgesetzt, um zu entscheiden, ob auch bei dieser Versuchsanstellnng der Geotropismus früher erlischt als die Wachsthumsfähigkeit, d. h. ob bei einem bestimmten Procentgehalt der Kochsalzlösung noch Wachsthum eintritt, aber kein Geotropismus, was nach den, auf diese Frage bezüglichen anderweitigen, früher mitgetheilten Erfahrungen von vornherein sehr wahrscheinlich ist.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

c) Zusammenwirken von gesteigerter Ductilität und vermindertem Turgor beim Wachsthum und bei den geotropischen Erscheinungen decapitirter Wurzeln.

Dass durch das Zusammenwirken dieser beiden Zustände der Geotropismus decapitirter Wurzeln herabgesetzt, und zwar mehr herabgesetzt werden muss, als durch jeden dieser Zustände allein, ist ganz selbstverständlich.

Dass aber die gesteigerte Ductilität die Verlängerung einer Wurzel begünstigen muss, während der verminderte Turgor in entgegengesetzter Richtung thätig sein wird, ist nicht minder einleuchtend, und daraus ergibt sich, wesshalb decapitirte Wurzeln nicht in dem Verhältnisse im Wachsthum zurückbleiben als ihr Geotropismus vermindert wird. Das Factum selbst ist schon im Bewegungsvermögen constatirt, in vorliegender Abhandlung aber noch in viel eingehenderer Weise als dort dargelegt und auch erklärt worden. Gerade das Übersehen dieses Verhältnisses ist der Grund der Verwirrung, welche die Darwin'sche Reizhypothese hervorgerufen hat. Die Retardation des Wachsthums von in feuchten Medien gezogenen decapitirten Wurzeln — mit anderen Medien hat weder Darwin noch alle übrigen in der Frage thätigen Forscher gearbeitet; das ganz abweichende Verhalten decapitirter, unter Wasser cultivirter Wurzeln wurde zuerst durch die vorliegende Arbeit aufgedeckt — ist schwierig zu finden; Darwin liess sich bloss durch den Augenschein leiten und glaubte, die decapitirten Wurzeln wachsen ebenso stark als intacte und verhalten sich überhaupt bis auf den Mangel der Spitze normal. Durch dieses Übersehen war der Irrthum, den er lehrte, möglich geworden.

Die Steigerung der Ductilität decapitirter Wurzeln ist offenbar ein pathologischer Zustand, und dieser ist es, welcher unter Wasser cultivirte, ihrer Spitze beraubte Wurzeln sogar zu einer stärkeren Verlängerung zwingt als intacte. Wir haben es deshalb in dieser Überverlängerung mit einem abnormen Zustand zu thun und deshalb bleibt der Satz, dass mit der Abnahme der Wachsthumsfähigkeit — innerhalb gewisser Grenzen — der Geotropismus abnimmt, aufrecht.

Durch das geschilderte Verhalten lässt sich nun auch jene merkwürdige und bisher übersehene Erscheinung erklären, dass

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

intacte Wurzeln unter Wasser wohl — im schwachen Grade — geotropisch werden, die gewonnene Krümmung aber sehr frühzeitig wieder ausgleichen. Es wird nämlich die Ductilität der Zellwände, wie wir gesehen haben, auch an intacten Wurzeln gesteigert, wenn sich dieselben unter Wasser befinden; es wird aber auch der Turgor solcher Wurzeln gesteigert. Beide Zustände, in einem bestimmten Grade ausgebildet, könnten den Geotropismus der unter Wasser befindlichen Wurzeln vollständig aufheben. Da aber der Geotropismus anfangs auftritt, später aber ausgelöscht wird, so folgt, dass die Ductilität der Zellwände anfänglich noch gering ist und eine schwache geotropische Krümmung zulässt, und sich erst später so sehr steigert, um dieselbe aufzuheben und den Fortgang des Geotropismus unmöglich zu machen.

Die Ductilitätzunahme steht, wie ich hier noch einschalten will, mit der Turgorabnahme in einem gewissen Zusammenhange. Je geringer der Widerstand wird, den die Wand dem Drucke des flüssigen Zellinhaltes entgegensetzt, desto mehr muss dieser Druck abnehmen.

d) Unregelmässige Krümmungen decapitirter Wurzeln.

Sachs[1] hat zuerst auf ein eigenthümliches Verhalten decapitirter Wurzeln aufmerksam gemacht. Er zeigte, dass solche Wurzeln sehr unregelmässige Krümmungen annehmen, selbst wenn sie unter sehr günstigen Verhältnissen gezogen werden. Diese Krümmungen können bei Prüfung auf Geotropismus leicht zu Täuschungen Veranlassung geben. Horizontal gerichtete Wurzeln können in Folge der Verletzung ebenso gut nach unten, als nach oben, nach rechts oder links sich wenden. Nach unten gehende Krümmungen können dann leicht fälschlich als geotropische gedeutet werden.

Um nun nicht einer groben Täuschung ausgesetzt zu sein, muss man sowohl auf die Zahl der nach abwärts gekrümmten Wurzeln, als auch auf den Grad ihrer Krümmung achten. Wenn die Zahl der sich nach abwärts krümmenden Wurzeln nicht eine grössere ist als diejenige, welche die nach anderen Richtungen

[1] Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg. Bd. I. 432 und 433.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sich kehrenden beziffert, so ist der Schluss auf Geotropismus gewiss gefehlt. Aber es ist noch etwas anderes zu beachten. Die geotropische Krümmung decapitirter Wurzeln ist stets nur eine schwache, während die „unregelmässigen" Krümmungen in sehr verschiedenem Grade auftreten. Man wird unter Beachtung dieses Umstandes manche Abwärtskrümmung, namentlich eine sehr starke, sofort als eine nicht durch Geotropismus hervorgerufene erkennen, und so den Resultaten eine grössere Sicherheit geben können. Findet man nun, dass an einer grösseren Zahl decapitirter Wurzeln eine relativ grosse Zahl von Wurzeln sich schwach nach abwärts krümmt, so wird man mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen dürfen, dass solche Wurzeln noch geotropisch sind. Darwin und alle anderen Beobachter haben nur auf diese Art den Geotropismus decapitirter Wurzeln geprüft. Allein, wie ich schon bemerkte, ich begnüge mich nicht mit einem Wahrscheinlichkeitsresultate und werde in den nächsten Paragraphen durch ein zwingendes Experiment beweisen, dass die decapitirten Wurzeln noch geotropisch sind.

Bevor dieses Experiment entschieden hat, könnte man uns allen, die wir mit decapitirten Wurzeln gearbeitet haben, sagen, dass das, was wir als Geotropismus deuteten, vielleicht so ausgelegt werden kann, durch unsere Versuche aber noch nicht der unumstössliche Beweis geliefert ist, dass derartige Wurzeln überhaupt noch geotropisch sind. Der gegen uns erhobene Einwand fände vielleicht noch darin eine Stütze, dass Wurzeln, welche horizontal gestellt wurden, in Folge der Lastwirkung schon die Tendenz haben, sich nach abwärts zu bewegen, das Nachabwärtswenden solcher Wurzeln also auch als Belastungsphänomen aufgefasst werden könnte.

Ergäbe das Experiment ein negatives Resultat, so würde dies weder zu Gunsten der Darwin'schen, noch zu Gunsten meiner Behauptung sprechen. Die Anhänger der ersten Ansicht würden daraus ableiten können, dass ohne Wurzelspitze kein Geotropismus möglich sei, während ich die Aufhebung des Geotropismus als Folge der Verletzung betrachten würde. Ergäbe aber das Experiment ein positives Resultat, zeigte es, dass eine decapitirte Wurzel noch — wenn auch im verminderten Grade —

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geotropisch ist, so wäre damit der Beweis geliefert, dass von der Spitze der Geotropismus nicht ausgehen könne.

Ich kehre nochmals zu den unregelmässigen Bewegungen decapitirter Wurzeln zurück. Wie kommen dieselben zu Stande? Es ist mehrfach u. a. von Kirchner[1] und von Molisch[2] auf den Umstand aufmerksam gemacht worden, dass ein schiefer, durch die Wurzelspitze geführter Schnitt eine Krümmung im Sinne der Darwin'schen Krümmung inducire. Auch ein geringes Abweichen von der senkrechten Schnittrichtung kann zu der letztgenannten Krümmung führen. Durch genaue Beobachtung an Wurzeln, welche in möglichst senkrechter Richtung decapitirt wurden, lässt sich indess zeigen, dass die genannten Krümmungen der Wurzeln ganz eigener Art sind. Ihr Zustandekommen liesse sich unter der wohl plausiblen Annahme erklären, dass die Verletzung der Spitze durch Anschnitt, Ätzungen etc. einen rohen Eingriff in das Leben der Wurzel bedeutet, welcher die Richtung des Stromes plastischer Stoffe, die sonst der Spitze zugeführt und dort zum Aufbaue neuer Zellen verwendet werden, in sehr unregelmässiger Weise verändert. Der geänderte Zustand der Wand, welcher nach der Decapitation eintritt, ist aber wohl auf Zufuhr von plastischen Stoffen seitens der Reservestoffbehälter zurückzuführen. Wenn nun diese Zufuhr plötzlich unregelmässig wird, so muss sich nothwendigerweise auch eine unregelmässige Veränderung der Wandbeschaffenheit einstellen: einzelne unregelmässig vertheilte Gewebspartien werden relativ ductiler, und diese bezeichnen die convexen Stellen der später sich einstellenden unregelmässigen Krümmungen. Dass die unregelmässige Bewegung der plastischen Stoffe auch eine locale Turgoränderung herbeiführen könnte, ist nicht ausgeschlossen; träte dieselbe thatsächlich ein, so wäre auch sie bei dem Zustandekommen der in Rede stehenden Krümmungen betheiligt.

4. Nachweis des Geotropismus decapitirter Wurzeln durch den Knight'schen Rotationsversuch.

Die möglichst sicherste Entscheidung darüber, ob ein Organ geo-tropisch ist oder nicht, liefert der Knight'sche Rotations-

[1] L. c. p. 14. — [2] L. c. p. 23. (924).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

versuch. Indem man wachsende Keimlinge der Centrifugalkraft unterwirft, variirt man gewissermassen den geotropischen Versuch etwa in der Weise, wie wenn man heliotropische Pflanzentheile einer veränderten Beleuchtung aussetzt. Da die Acceleration der Schwere für den Beobachtungsort constant ist, so hat man kein anderes Mittel, um den Grad des Geotropismus zu steigern, als die Substitution der Schwerkraft durch die Fliehkraft. An der Hand solcher Versuche wies Sachs[1] mit Sicherheit den Geotropismus von Nebenwurzeln nach, welcher nach gewöhnlicher Prüfung nur schwer und unsicher zu constatiren war.

Der Apparat, den ich zu meinen Rotationsversuchen benützte, lässt an Präcision nichts zu wünschen übrig, und doch ist seine Construction eine höchst einfache. Er unterscheidet sich in einigen wesentlichen Punkten von den gewöhnlich benützten Rotationsapparaten; eine kurze Beschreibung desselben dürfte desshalb manchem Leser nicht unwillkommen sein.

Bei der Construction des Apparates wurde ich von meinem verehrten Collegen Herrn Prof. Victor von Lang nicht nur auf das Werkthätigste unterstützt, er hatte auch die Güte, denselben unter eigener Leitung in der Werkstätte des ihm unterstehenden physikalischen Cabinetes ausführen zu lassen. Für beides sage ich ihm innigsten Dank. Dieser Apparat arbeitet ohne Treibriemen oder ähnliche Übertragungsvorrichtungen, denn der Übergang von horizontaler zu verticaler Drehaxe geschieht durch einfache Umlegung.

Die Construction ist die folgende. Unmittelbar an der Drehscheibe eines kleinen Schmid'schen Wassermotors[2] („hydraulischer Rotationsmotor Nr. 2"), über welcher sonst die zur Bewegungsübertragung dienende Schnur oder Saite läuft, ist eine grosse aus hartem Holze gefertigte kreisrunde 46 Ctm. im Durchmesser haltende Holzplatte centrisch so befestigt, dass sie sich mit ersterer dreht und eigentlich nichts anderes als eine vergrösserte Drehscheibe darstellt. Auf dieser Holzplatte werden in Hülsen durch Schrauben jene Gefässe, welche zur Aufnahme der Versuchspflänzchen dienen, festgehalten. Es liess sich leicht eine einfache Construction finden, um die Gefässe erstens in ver-

[1] Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg Bd. I. 606 ffd.

[2] Aus der Maschinenfabrik von A. Schmid in Zürich.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schiedener Entfernung vom Drehungsmittelpunkt der Scheibe und zweitens so befestigen zu können, dass die Axe der Versuchspflanze je nach Bedarf parallel oder senkrecht zur Drehungsaxe eingestellt werden konnte.

An der Unterseite des vertical aufgestellt gedachten Motors ist eine rechteckige Metallplatte festgeschraubt, welche mit einer zweiten ebenso gestalteten auf einem Holzblock befestigten, durch ein Charnier derart verbunden ist, dass der Drehscheibe je nach Belieben eine horizontale oder eine verticale Lage gegeben werden kann. Die Umdrehungsgeschwindigkeit dieses Apparates konnte durch den Wasserzufluss geregelt werden. Bei vollständiger Öffnung des Hahnes machte die Scheibe 8·8 Umdrehungen in der Secunde, wie mittelst Tourenzähler und Secundenuhr ermittelt wurde, was bei meiner Versuchsanstellung einer Fliehkraft von 61 *g*. entspricht, wobei *g* die Acceleration der Schwere bedeutet. Bei regulirtem oder überhaupt gleichmässigem Wasserzufluss ist die Bewegung eine höchst gleichmässige.

Zur Aufnahme der Keimlinge dienten zweierlei Gefässe (Hohlcylinder mit Boden), die sich in gleicher Weise bewährten. Eine Art war aus porösem Thon gefertigt. Die Keimlinge wurden mittelst Nadeln an Kork aufgesteckt, der an der Seitenwand angekittet war. Diese Gefässe wurden vor dem Versuche mit Wasser durchtränkt, am Boden durchnässte Watte festgeklemmt und die Öffnung mit einer mehrfachen Lage von Filterpapier verschlossen. Während der Rotation wurden die Gefässe durch Wasser, welches tropfenweise aus einem Trichter abfloss, fortwährend feucht gehalten. Die anderen Gefässe waren aus Glas; auf ihrem Grunde befand sich eine dünne Wasserschichte. Die obere Öffnung wurde durch einen Pfropf fest aber nicht luftdicht verschlossen; der Pfropf diente gleichzeitig zur Befestigung der Keimlinge.

Die Wurzeln jedes zu den Rotationsversuchen benützten Keimlings waren von der Spitze an in Abständen von 1 zu 1 Mm. zart markirt, um constatiren zu können, ob dieselben während des Versuches wuchsen, um wie viel sie sich verlängerten, und in welcher Zone die Krümmungen stattfanden. Die Befestigung der Wurzeln erfolgte stets derart, dass die letzteren im Beginne des Versuches zur horizontalen Drehscheibe senkrecht zu stehen kamen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stets wurden intacte Keimlinge mit decapitirten verglichen und zunächst constatirt, dass, wenn die Abtragung der Spitze in gewöhnlicher Weise, nämlich in der Strecke eines Millimeters statthatte, ausnahmslos eine Krümmung der Wurzel nach aussen eintrat, wenn dieselbe überhaupt wuchs, was, einige vereinzelte Ausnahmen abgerechnet, stets der Fall war. Um mich auch zu überzeugen, dass die Krümmung nicht etwa eine rein passive sei, liess ich markirte Keimlinge in luftdicht geschlossenen, mit Kohlensäure gefüllten Gefässen rotiren; es zeigte sich unter diesen Verhältnissen weder eine Krümmung noch eine Spur von Wachsthum. Die Wurzeln solcher Keimlinge kehrten sich selbst nach 8stündigem raschen Rotiren bei einer Fliehkraft von 41 g, nicht nach aussen. Übrigens erfolgte in den gewöhnlichen Versuchen die Krümmung sowohl der decapitirten als der intact gebliebenen stets in den Zonen stärksten Wachsthums, woraus sich ergibt, dass das Wenden derselben gegen die Peripherie des Centrifugalapparates zu als ein Wachsthumsphänomen aufgefasst werden muss.

Versuch Nr. 35. Keimlinge von ***Zea Mais.***

Temperatur 15—17° C. Fünf Umdrehungen in der Secunde. F = Fliehkraft = $20g$[1]. Dauer des Versuches genau 6 Stunden.

	Intacte Wurzeln[2]			Decapitirte Wurzeln (Grösse des abgeschnittenen Wurzelstückes = 1 Mm.		
	A_o	A_n			A_o	A_n
	in Millimeter				in Millimeter	
a	10·5	13		a'	10	11·5
b	9	11·5		b'	10·5	12·5
c	9·5	12·5		c'	9·5	12·5
d	10	13		d'	9	11·5
e	8	11·5		e'	11	11
f	12	15·5		f'	12	13·5
g	12·5	15·5		g'	11·5	13

[1] Die Berechnung der Fliehkraft erfolgte nach der bekannten Formel

$$F = \frac{4\pi^2 r}{gt^2} = 4{\cdot}024\,\frac{r}{t^2}.$$

[2] A_o bezeichnet Anfangslänge der Wurzel, A_n die Länge der Wurzel am Ende des Versuches.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Mit Ausnahme der Wurzel c', welche gar nicht wuchs, krümmten sich alle nach auswärts und zwar alle in der Zone des stärksten Wachsthums, die intacten beträchtlich stärker als die decapitirten, doch waren unter den letzteren einige sehr auffallend gekrümmte, besonders c'', welche etwa unter einem Winkel von 45° nach aussen wies.

Versuch Nr. 36 Keimlinge von ***Zea Mais.***

Temperatur 16·5—18° C. Sieben Umdrehungen in der Secunde. $F = 41\ g$. Dauer des Versuches genau 6 Stunden.

	Intacte Wurzeln						Decapitirte Wurzeln. (Grösse des abgeschnitt. Wurzelstückes = 1 Mm.)					
Die in Millimeter getheilten Zonen hatten, von der Spitze nach aufwärts, am Ende des Versuches folgende Dimension:												
a	1·0,	1·8,	2·2,	1·5,	1·2,	1·0	a'	1·0[1]	1·3,	1·6,	1·8,	1·2, 1·0[1]
b	1·0,	1·5,	1·8,	1·8,	1·6,	1·0	b'	1·0,	1·1,	1·3,	1·6,	1·2, 1·0
c	1·0,	1·6,	2·0,	1·8,	1·5,	1·0	c'	1·0,	1·3,	1·8,	1·3,	1·2, 1·0
d	1·0,	1·6,	2·2,	1·6,	1·2,	1·0	d'	1·0,	1·5,	2·0,	1·4.	1·1, 1·0

Alle Wurzeln krümmten sich nach aussen, die intacten stärker als die decapitirten, doch waren auch die letzteren beträchtlich etwa unter Winkel von 45—60° nach aussen gekehrt, die Spitze von c' wies fast horizontal nach der Peripherie des Rotationsapparates.

Zahlreiche andere mit Mais, Erbse, *Phaseolus multiflorus*, und *Vicia Faba* unternommene Experimente ergaben im Wesentlichen dasselbe Resultat: jede in einer Strecke von 1 Mm. geköpfte Wurzel, mit Ausnahme einiger weniger, welche gar nicht wuchsen und desshalb gar nicht in Betracht kommen konnten, liess bei den Rotationsversuchen scharf ausgeprägten Geotropismus erkennen.

Aber die Keimwurzeln der genannten Pflanzen vertrugen unbeschadet ihres Geotropismus noch eine viel stärkere Decapitation. Bei Abtragung einer Strecke von 2 Mm. konnte ich stets noch deutliche Auswärtskrümmung constatiren, ja selbst bei einer noch weiter gehenden Verletzung, nämlich bei einer 2—3 Mm.

---

[1] Des Vergleiches halber wurde die unterste (decapitirte) Strecke ebenfalls notirt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

betragenden Decapitation liess sich oft noch eine merkliche Auswärtskrümmung wahrnehmen. Hier geht aber die Verletzung schon so weit, dass die den Stumpf begrenzende Schnittfläche bereits in die wachsende Region hineinreicht. Angesichts dieser Thatsache wäre die Behauptung, es sei in diesem Falle doch noch ein reizbares Stück der Wurzelspitze an dem Stumpfe zurückgeblieben und dieses verursache die (geotropische) Krümmung, sinnlos.

Will man noch starke Auswärtskrümmung erhalten, so darf die Decapitation nicht über eine gewisse Grenze (bei Mais und Erbse liegt diese Grenze bei 1—1·5; bei *Phaseolus multiflorus* bei 1·5—2 Mm.) nicht hinausgehen; von da an fällt sichtlich in Folge zu starker Verletzung die geotropische Reactionsfähigkeit und auch das Wachsthum der Wurzeln. Erbsenwurzeln, welche nach Abtragung einer Strecke von 0·5—1·5 Mm. sich beim Rotationsversuche noch stark nach aussen kehrten (und wie nebenher angestellte Versuche lehrten, sich in 30 Stunden um 24·5—27 Mm. beziehungsweise um 14·5—17 Mm. verlängerten), boten schon bei Abtragung von 2 Mm. (wobei das Wachsthum in 30 Stunden 5·5—6·0 Mm. betrug) eine weitaus schwächere Auswärtskrümmung dar.

Aus diesen Versuchen ergibt sich auf das Unzweifelhafteste, dass alle noch stark wachsenden decapitirten Wurzeln sich bei Vornahme des Knight'schen Rotationsversuches noch sehr beträchtlich geotropisch zeigen. Die Verminderung des Geotropismus decapitirter Wurzeln ist, wie oben gezeigt wurde, die Folge der Verletzung. Diesen Thatsachen gegenüber lässt sich die Darwin'sche Reizhypothese unmöglich aufrecht erhalten.

Zusammenfassung der wichtigeren Resultate.

1. Durch einseitige Verletzung der Wurzelspitze wird in der über letzterer gelegenen wachsenden Region eine Doppelkrümmung hervorgerufen: die eine (Hauptkrümmung) liegt im unteren, die andere (Nebenkrümmung) im oberen Theile der wachsenden Wurzelstrecke. Nur die Hauptkrümmung war bis jetzt bekannt und zwar als Darwin'sche Krümmung. Da beide durch die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Verletzung verursacht werden, so dürfte es zweckmässig sein, den Begriff der Darwin'schen Krümmung auch auf die Nebenkrümmung auszudehnen.

2. Die Nebenkrümmung tritt unter günstigen Bedingungen gewöhnlich schon etwa eine halbe Stunde nach erfolgter Verletzung ein, später, oft erst nach ein bis zwei Stunden die Hauptkrümmung. Erstere verschwindet frühzeitig, letztere bleibt viel länger erhalten und kann unter Umständen, die noch erörtert werden sollen, zu einer bleibenden werden.

3. Früher und energischer als im feuchten Raume stellt sich die Darwin'sche Krümmung ein, wenn die verletzte Wurzel unter Wasser cultivirt wird.

4. Die Nebenkrümmung stellt sich stets in der über der maximalen Wachsthumszone gelegenen Region der Wurzel ein.

5 Der Ort der Hauptkrümmung ist etwas veränderlich: Bei raschem Eintritt derselben liegt sie entschieden unterhalb der maximalen Wachsthumszone, bei langsamem Verlaufe des Processes (bei niederer Temperatur, schwacher Verletzung etc.) erhebt sie sich gegen die maximale Wachsthumszone zu und scheint auch mit dieser zusammenfallen zu können, was sich aber bei der Unvollkommenheit der Methode nicht mit Sicherheit ermitteln liess.

6. Folgende von mir aufgefundene Thatsachen lassen sich zur Erklärung der Darwin'schen Hauptkrümmung heranziehen.

a) Der Turgor der über der Wundstelle liegenden Zellen nimmt nach oben ab; auch der Turgor der Zellen, welche an der der Wundstelle gegenüberliegenden Wurzelseite liegen, sinkt nach oben, aber in geringerem Grade. Die Nebenkrümmung bezeichnet den Ort des grössten Turgors in der verletzten Wurzel. Diese Krümmung vollzieht sich auch unterhalb der Wachsthumstemperatur und ist zweifellos eine blosse Turgorkrümmung.

b) Die geänderte Stoffleitung einer decapitirten oder an der Spitze verletzten Wurzel führt Substanzen, welche sonst zur Zellbildung an der Vegatationsspitze verwendet werden, den darüber liegenden Geweben zu, wodurch der physikalische Character der Zellenmembranen verändert wird: diese werden dehnsamer, und selbst schwacher Turgor

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vermag die betreffenden Zellen stärker zu dehnen, als die analogen Zellen intacter Wurzeln.

c) Diese vermehrte Ductilität ist in jener Wurzelstrecke nachweisbar, in welcher die Darwin'sche Hauptkrümmung sich vollzieht, wie plasmolytische Versuche gelehrt haben. Die Erscheinung stellt sich besonders bei Cultur der Wurzeln unter Wasser ein und dies ist der Grund, warum die Darwin'sche Krümmung unter Wasser sich energischer vollzieht.

Die Darwin'sche Krümmung (Hauptkrümmung) beruht mithin auf einer stärkeren Streckung der über der Wundstelle gelegenen Zellen, welche Streckung sich als Folge der grösser gewordenen Dehnbarkeit der betreffenden Zellmembranen einstellt.

7. Die Darwin'sche Hauptkrümmung vollzieht sich nur innerhalb der Wachsthumstemperatur, aber nicht genau proportional der durch die Temperatur bedingten Wachsthumsenergie. Diese Krümmung ist mithin im Wesentlichen als ein Wachsthumsphänomen zu betrachten.

8. Die Darwin'sche Krümmung kann mit der geotropischen sich combiniren.

9. Liegt die Hauptkrümmung deutlich unterhalb der Zone des stärksten Wachsthums, so wird sie später durch Geotropismus ausgeglichen. Rückt sie dieser Zone nahe (oder fällt sie mit dieser zusammen, was sich indess, wie oben bemerkt, nicht sicher entscheiden lässt), so erfolgt kein oder nur ein unvollkommener Ausgleich der Hauptkrümmung.

10. Dass der Hydrotropismus ein specieller Fall der Darwin'schen Krümmung ist, wie Molisch zuerst angab, wurde auf Grund der neu erschlossenen Kriterien bestätigt gefunden.

11. Der Totalzuwachs in feuchten Medien cultivirter decapitirter Wurzeln ist geringer, als der intact gebliebener, wie ich schon im „Bewegungsvermögen" nachgewiesen habe. Hingegen zeigt die untere an die Wurzelspitze angrenzende Zone solcher Wurzeln in Folge der schon erwähnten Verstärkung der Dehnbarkeit der Zellwände eine verstärkte Dehnung. Bei unter Wasser cultivirten decapitirten Wurzeln geht aber diese (patho-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

logische) Dehnung so weit, dass der Totalzuwachs solcher Wurzeln grösser ist als der intacter.

12. Die Decapitation der Wurzeln ruft Verminderung des Turgors der Zellen hervor. Da nun mit der Abnahme des Turgors der Zellen (wie Versuche mit welkenden und schwach plasmolysirten Wurzeln lehrten) die geotropische Reactionsfähigkeit vermindert und auch die Steigerung der Ductilität der Zellwände den Geotropismus herabsetzt, so folgt, dass decapitirte Wurzeln schwächer geotropisch sein müssen als intacte.

13. Da sich der Geotropismus decapitirter Wurzeln nach gewöhnlicher Methode schwer nachweisen lässt, weil solche Wurzeln, wie Sachs zuerst beobachtete, sehr unregelmässige Krümmungen annehmen, so wurde zur Entscheidung der Frage, ob decapitirte Wurzeln noch geotropisch sind, der Knight'sche Rotationsversuch angewendet, welcher lehrte, dass Wurzeln, welche in einer Strecke bis 2 Mm. decapitirt wurden, sich noch geotropisch reactionsfähig erweisen. Unter günstigen Bedingungen erhält man dieses Resultat selbst dann noch, wenn man 3 Mm. von der Spitze abträgt, in welchem Falle die Wundfläche schon in der wachsenden Region liegt.

14. Die von Darwin aufgestellte Reizhypothese, der zufolge die Wachsthumsbewegungen der Wurzel von der als reizbar angenommenen Wurzelspitze ausgehen sollen, hat sich mithin als unhaltbar erwiesen.